Epiphyten der Laminarien.

Biologisch - morphologische Studien

von

Friedrich Tobler.

Mit Taf. I und II.

Die folgende Untersuchung will einen Beitrag zur Biologie der Meeresalgen geben. Wir wissen von den uns bequemer zugänglichen marinen Florengebieten zwar genügend Bescheid hinsichtlich der vorkommenden Formen, so etwa an den geeignetsten Studienorten in Europa, dem Golfe von Neapel oder der norwegischen Westküste, wenngleich an letzterem Orte sich der Mangel genügender floristischer Erforschung schon bemerkbar macht. Wir wissen weiter von den Vertretern verschiedenster Gruppen an diesen Lokalitäten manche Einzelheit zur Entwicklung und zur Wachstumsweise. Es fehlt aber an ökologischen resp. biologischen Beobachtungen (Auftreten, Verteilung der Formen und deren Bedingungen). Hierzu haben wir nur in einem Werke wichtige Tatsachen verzeichnet: das ist Bertholds »Verteilung der Algen im Golf von Neapel usw.«. Gerade er weist auch auf die Lücken hin (S. 443), die anderwärts noch klaffen, und erhofft von ihrer Ausfüllung Fortschritte in der Betrachtung der Meeresflora als eines Ganzen von allgemeinem Standpunkte aus.

Vielleicht kann das Folgende als ein Versuch bezeichnet werden, hier fortzufahren. Allerdings ist das Thema dieses Versuches ein weit spezielleres, als es sich Berthold stellte. Auch dieses ist nicht erschöpft, ja vielleicht sind die Beobachtungen, die hier verzeichnet sind, nur Beispiele einzelner Möglichkeiten und die Verhältnisse, die ich daraus erschließen will, auch abweichend denkbar. Größere Klarheit würde ein Vergleich verschiedener Standorte und verschiedener Materialien zweifellos geben. Bis diese aus äußeren Gründen sehr schwierigen Arbeiten möglich sind, kann dennoch wohl die vorliegende als ein Baustein für die späteren von Nutzen sein.

Wirkliche Vollständigkeit und Beweiskraft für die aus den Beobachtungen zu ziehenden Schlüsse wird nur der erreichen können, der dauernd

dem Meere nahe ist. In Anbetracht der Seltenheit solcher Arbeitsmöglichkeit, die mir wenigstens fehlt, mag der Abschluß für diesmal erlaubt erscheinen, um so mehr als eine vergleichende Standortsuntersuchung wenigstens einer Küste von mir geplant war. Äußere Schwierigkeiten machten mir Beschränkung zur Pflicht. Diese Unterlassung ist mir bei der Ausarbeitung später dauernd fühlbar gewesen. Ich bin aber zurzeit nicht in der Lage, die Lücke auszufüllen.

Münster (Westf.), Botan. Institut d. Univ., 10. Mai 1909.

In den lokalen Algenverzeichnissen, die auch physiologischen oder biologischen Gesichtspunkten Rechnung tragen, wie dem Bertholdschen, werden für die Formen die Standorte nicht nur geographisch beschreibend, sondern nach Bodenbeschaffenheit oder Art des Substrates im einzelnen angeführt. Die Tatsache, daß in der Flora des Meeres hierbei die Zahl der Epiphyten eine besonders große ist, ergibt sich aus solchen Floren sofort, die Gründe sind bekannt und öfter erörtert. Dadurch, daß bei gewissen leicht vorstellbaren Standortsverhältnissen manche Formen immer als Epiphyten wiederkehren, ja vielleicht auch anderwärts nur so bekannt sind, erhält die Flora gewisser großer mit Vorliebe besiedelter Algen eine charakteristische Einheitlichkeit. Nun bringen weiter der beschränkte Raum und die trotz allem auf derselben Alge gelegentlich gebotenen Verschiedenheiten des Standortes eine eigenartige Komplizierung der Verhältnisse mit sich. Alles trägt dazu bei, diesen gedrängten Pflanzenvereinen auch eine Summe typischer biologischer Eigenheiten zu verleihen.

Diese aufzusuchen und darzustellen, schien mir nach längerer Beschäftigung mit Meeresalgen als eine lohnende und nicht unmögliche Aufgabe. Um so mehr glaubte ich ihr näher treten zu können, als ich zwischen den Problemen experimentell-morphologischer Art, die ich früher an dem Material zu lösen versuchte, und den besonderen Verhältnissen dieser Epiphytenvegetationen zahlreiche Beziehungen wahrnahm. Werden doch die Verhältnisse hier biologisch und morphologisch besonders kompliziert durch Erscheinungen der Regeneration (im weiteren Sinne), durch Umwachsung, Überwucherung, durch das Eingreifen der Tiere und daraus folgende morphologische Beeinflussung u. a. m.

Am ersten durfte eine gewisse Übersichtlichkeit erwartet werden bei Spezialisierung auf eine besonders reiche und gleichartige Epiphytenflora, wie die der Laminarien im nördlichen Atlantischen Ozean.

Ich wandte mich für diesen Zweck im Sommer 1907 an die biologische Station in Trondhjem (Norwegen) und sammelte dort das hier verarbeitete Material. Die Untersuchung selbst führte ich nur zum Teil dort aus. Viele

Einzelheiten sind erst an fixiertem Material festgestellt. Am Meere selbst nahmen die biologischen Notizen genügend Zeit in Anspruch.

Ich wäre zur Ausführung des Planes der Arbeit und insbesondere zu den weiteren Exkursionen nicht imstande gewesen, wenn mich nicht die Königlich-preußische Akademie der Wissenschaften zu Berlin erheblich durch Mittel unterstützt hätte. Ich statte der hohen Körperschaft auch hier meinen Dank ab. Ebenso war mir mein Freund O. Nordgaard, Direktor der biologischen Station in Trondhjem, schon vorher und an Ort und Stelle stets ratend und helfend zur Hand. Für die Liberalität, mit der er insbesondere für Exkursionen in die Schären die Mittel der Anstalt zur Verfügung gestellt hat, bin ich ihm und der Besitzerin der Station, der Königlich-norwegischen Gesellschaft der Wissenschaften, zu dauerndem Dank verpflichtet.

Das spezielle Ursprungsgebiet des Materiales sind, außer Lokalitäten nahe der Station selbst, Fundorte vor und nördlich der Mündung des Trondhjemfjordes: Beian, Insel Garten, Inselgruppe Tarven, Valsö (vgl. im Anhang S. 88).

Ich habe den Stoff zu behandeln in insgesamt sieben Abschnitten, deren drei allgemeiner Art, meist auf mikroskopischen Beobachtungen beruhen, vier weitere auf mikroskopische Untersuchung im einzelnen zurückgehen, zum Schlusse aber die Gedanken des allgemeinen Teils aufnehmen. Bei der schwierigen Gliederung des Stoffes waren Wiederholungen zwischen den beiden Hauptteilen, auch Verweise vom Allgemeinen zum Speziellen leider unvermeidlich, ich bin mir dieser Fehler bewußt. Ebenso brachte es die vorliegende Absicht, eine Gesamtdarstellung ökologischer Art zu geben, mit sich, daß nur aus einzelnen Abschnitten (S. 86) Zusammenfassungen angeschlossen werden konnten.

A. Allgemeiner Teil.

I. Die unter den Epiphyten vertretenen Formen.

Was die hier vorkommenden Formen[1]) betrifft, so konnte es allerdings nicht in erster Linie meine Aufgabe sein, eine Zusammenstellung systematischer Art zu geben. Wenigstens wäre dafür ein Vergleich verschiedenartigerer Standorte (etwa der ganzen norwegischen Küste) erwünscht, wenn diese Zusammenstellung Wert haben sollte. Immerhin habe ich im Anhang einiges der Art gegeben. Soweit wie übrigens Vergleiche zwischen verschiedenen Florengebieten in Betracht kommen, mögen die floristischen Notizen, die vorhanden sind (z. B. bei Boye), genügen. Soweit Physiologisches (z. B. etwaiger Parasitismus) in Frage kommt, müßten gelegentliche Bemerkungen der Floren verglichen werden; es ist vielleicht nicht überflüssig, eine Zusammenstellung davon einmal an anderem Orte zu geben. Unter den Epiphyten der Laminarien sind auch die Pflanzen inbegriffen, die sich auf den direkten Epiphyten erst angesiedelt haben. Es sind das keineswegs dieselben, sondern oft kommen bestimmte Epiphyten regelmäßig auf anderen, nie auf den Laminarien selbst vor (*Chantransia*).

Trotzdem war eine exakte Bestimmung der Pflanzen, von denen hier etwas zu verzeichnen war, geboten. Dies war deshalb mit Schwierigkeiten verknüpft, weil uns sehr oft unter den Epiphyten jugendliche und sterile Formen begegnen. Diese Tatsache bedeutet noch keineswegs, daß die betreffenden Arten nur selten als Epiphyten vorkämen und dort weniger reichlich erschienen als an anderen Standorten des Gebietes. Denn einmal trifft man tatsächlich manche massenhaft auf den Laminarien angesiedelt und viel seltener, jedoch eher fertil auf anderem Substrat, zweitens spielt für sehr viele der Epiphyten auch die vegetative Vermehrung gerade eine große Rolle. Jedenfalls scheint mir die Regel zu sein, daß solche Arten anderwärts gedeihlichere Entwicklung finden, als auf den Laminarien. Es liegen also nicht etwa Verhältnisse vor, wie sie Berthold (421) für die Flora des Golfes von Neapel mit der beobachteten Häufigkeit fertiler Zwergformen angibt.

Wenn trotzdem dauernd sterile Arten die Epiphytenflora eines Ortes charakterisieren, so muß das seinen Grund wohl in bestimmten Eigenschaften haben, die ihnen die Ansiedlung leicht machen. Solche kommen vorzugsweise in dem Befestigungsmodus zutage, und dieser ist an den Jugendformen oft noch deutlicher in seiner Eigenart wie an den alten Exemplaren.

---

1) Ich habe mich auf Algen beschränkt. Ich habe wiederholt beobachtet, daß als Pilze anzusprechende Organismen gerade an diesem Material zu finden sind; so fand ich auch in Rhodymeniahaftscheiben mehrfach Mycelstücke. Da sich aber diese Funde wie auch die von Sporenzuständen (z. B. in Fadenalgen) erst am konservierten Material zeigten, so waren keine genaueren Untersuchungen, besonders keine Kulturen, möglich.

Er kann nur im Zusammenhang mit dem Thallusbau stehen, wird also bie Nahverwandten ähnlicher Art sein. Dies trifft in gewissen Grenzen zu, wir werden aber auch hinreichend typische Abweichungen einzelner kennen lernen, die sogar danach die Artbestimmung junger Entwicklungsstadien ermöglichen.

Bei der Menge von Jugendformen, die wir auch in späterer Jahreszeit noch auf den Laminarien antreffen, und dem für einige ohne weiteres als geringer zugegebenen Wachstum an diesem Orte, muß gefragt werden, ob denn diese Pflanzen vielleicht als Epiphyten ein frühes Ende finden, und ob vielleicht allgemein von einer gewissen Formengröße an aufwärts der Epiphytismus nur als gelegentliche Eigenschaft junger Exemplare aufzufassen sei. Dies kann in Grenzen bejaht werden. Die Epiphytenflora der Laminarien hat eine größte Vegetationshöhe mit dem Maximum der jährlichen Vegetation erreicht, d. i. im nördlichen Atlantischen Ozean wohl im August. Perennierende Formen sind unter den Epiphyten nur selten. Sie erreichen im ersten Jahre schon solche Dimensionen (*Fucaceen* usw. besonders hinsichtlich ihrer Haftorgane, die zugleich vielfach die allein perennierenden Teile sind!), daß aus rein mechanischen Gründen eine Anheftung auf den Laminarien unmöglich wird. Sie werden später dann oft losgerissen. Oder aber sie siedeln sich nur auf den basalen Teilen der Laminarien an, denen gleichfalls größerer Umfang und zugleich geringere Beweglichkeit im Wasser zukommt. Ich fand öfter auf den Blättern Fucaceenkeimlinge, epiphytische größere Thalli nur selten, ebenso die Laminarien auf ihresgleichen (s. S. 77). Dazu muß auch bedacht werden, daß die Laminarien usw. selbst als Wirte ja nicht mit allen Teilen perennieren, die sich neu bildende Lamina kann alljährlich erst später besiedelt werden als der resistente Stamm. Diesem wieder setzen zu den Zeiten der Winterruhe die Stürme mehr zu und reißen seine pflanzlichen und tierischen Bewohner ab, so daß zweifellos auch perennierende Algen auf den Stämmen im Winter schweren Stand hätten. Und bei der etwaigen Neubesiedlung im Frühjahr oder im Frühsommer überwiegen die einjährigen Gewächse an Zahl selbstverständlich. Um diese Verhältnisse indes klar beurteilen zu können, müßte man wissen 1. um welche Zeit die einzelnen in Betracht kommenden Formen an den betreffenden Standorten fruktifizieren, 2. in welcher Periode sich dies möglicherweise wiederholt und 3. wie bald nach der Keimung eine Fruktifikation erfolgt. Ich bin aus biologischen Gründen, wie der spezielle Teil zeigen wird, vor die Alternative gestellt, entweder anzunehmen, daß Sporen oder Keimlinge als Epiphyten überwintern[1]) und dadurch im Frühjahr bald dominierend auftreten (*Ectocarpen*, *Rhodochorton*), oder aber daß die Besiedlung durch solche Arten erst im Frühjahr erfolgt, die ausgekeimten

1) Ich habe für südliche Verhältnisse gezeigt, daß dort eine Übersommerung in solchem Zustande wahrscheinlich ist (I, S. 2).

Epiphyten aber dann im gleichen Sommer selbst noch fruktifizieren können. Wie sollte man sonst bei den genannten einjährigen Epiphyten überhaupt Fruktifikation finden können, wie es für *Ectocarpus*, *Myrionema*, *Sphacelaria*, *Rhodochorton*, *Chantransia* u. a. sehr häufig ist?

Verwunderlich möchte es erscheinen, daß *Corallineen* (Melobesiaarten) hier nicht eingehender erwähnt werden. Es gibt freilich Arten, die allein oder vorzüglich auf Laminarien vorkommen, ich habe aber an den Stellen, wo die Epiphytenflora sonst reich war, sie immer zurücktreten sehen. Vor allem blieben sie da aus, wo die Membraniporen reichlich wurden. Relativ am häufigsten sind sie auf den Wurzeln, wo ihnen (mangels Wasserbewegung?) andere wenig Konkurrenz bieten. Ihr Wachstum ist ein sehr langsames, daher die Konkurrenzfähigkeit wohl geringer.

2. Der Standort und die Umgebung.

Wenn die Epiphytenvegetation gerade der Laminarien in erster Linie gewählt wurde und wenn nordische Verhältnisse zur Behandlung des Themas mehr reizten als südliche, so liegt das direkt und indirekt in den Standorten der Pflanzen begründet. Wer einmal die Algenvegetationen der norwegischen Küste kennen lernte und zur Ebbezeit über die Laminariaceenwälder der seichteren, ruhigen Stellen im Schärengürtel hinfuhr, der wird sich erinnern, daß das Überwiegen einer oder weniger nahe verwandter Formen sich selten so auszuprägen scheint, wie dort. Und dennoch können diese Lokalitäten nur deshalb so reich an Formenzahl sein, weil eben die Mehrzahl aller epiphytisch auf den Laminarien auftritt. Bietet doch das Gestein des Ufers in seiner Härte und Glätte von vornherein nur für die allerkleinsten, Lager bildenden Formen oder wenige, vielleicht besonders angepaßte eine Ansiedlungsmöglichkeit. Und ebenso findet man auf dem Boden unter dem Schatten der Laminarienwälder nur verschwindend Formen, wie etwa Corallineen. Der Formenreichtum ist dort allein bedingt durch das Auftreten einer großen Zahl Epiphyten. Ähnliche Verhältnisse sind aber anderwärts z. B. im Mittelmeer weit weniger häufig als in dem durch das reichere Vorkommen größerer Formen ausgezeichneten Norden. Nur die Cystoseiren bieten Verwandtes, doch sind bei ihnen sowohl die Anheftungsmöglichkeiten auf ihren Oberflächen andere (und zwar geringere) als auch die Belichtungsverhältnisse[1]) unter diesen im Wuchs gerade und schlank emporstrebenden, sowie großer Blattflächen entbehrenden Pflanzen veränderte.

Daß wir nun unter den Floren der Laminariaceen, wenn wir sie vergleichend nebeneinander stellen wollten, Abweichungen von einander an verschiedenen Orten finden, kann direkt in der Art des Standortes be-

1) Einen nachweisbaren Unterschied in Ausbildung der Haftorgane vergl. be *Ceramium* je nach Standort, S. 66.

gründet sein. Boye (S. 12) rechnet die Laminariaformation von der Ebbegrenze bis 10 m Tiefe. Diese ziemlich starke Differenz im Vorkommen wird aber für unsere Betrachtung wesentlich verringert durch die Tatsache, daß die Laminariablätter eine Länge von über 3 m erreichen können, daß somit also auch an Orten gewisser Tiefe Epiphyten solcher im wesentlichen aufgerichteten Blätter so nahe der Wasseroberfläche resp. dem Lichte stehen können wie andere an flacheren Standorten auf viel kürzeren Blättern. Nur mußte man bereits dabei bedenken, daß die größere Länge der besiedelten Pflanze intensivere Bewegung der besiedelten Spitzen im Wasser mit sich bringt, sofern nicht, wie mir (IV.) die Beobachtungen öfter zu zeigen schienen, die Länge der Laminariablätter nur an sehr ruhigen Orten eine so gewaltige wird. Untrüglich ist jedenfalls die Beobachtung, daß an Stellen starker Strömung, wo dann die Laminarien nur in gewisser Tiefe und geringer Ausdehnung vorkommen, die Besiedlung geringer wird. Welche physikalischen Faktoren (starke Wasserbewegung, Lichtmangel usw.), da im genaueren hemmend wirken, das kann ich nicht entscheiden.

Aus den gleichen oder ähnlichen Gründen würde es sich aber erklären lassen, daß die einzelnen Arten der Laminariaceen eine verschiedene Flora aufweisen. Das ist der Fall (wie auch aus Boyes Schrift schon hervorgeht) für *Laminaria saccharina*, *digitata*, *hyperborea* usw. In seinem Verzeichnis (S. 12f.) nennt dieser Autor bei Erläuterung der Laminariaformation die Epiphyten der *L. saccharina* und *hyperborea* und läßt dabei erkennen, daß gewisse Formen den einzelnen charakteristisch sind. Der Grund dafür liegt aber zweifellos darin, daß, wie ich oft genug feststellen konnte, innerhalb der Laminariaformation die Laminariaceen verschiedenen Standortsbedingungen entsprechen, daß z. B. die *L. hyperborea* (wenigstens von gewisser Breite ab nördlich) an exponierteren Standorten wächst, als *L. digitata*, diese also sozusagen dort ersetzt. Sind nun bestimmte Epiphyten ähnlich in ihrer Beziehung zu Wellenschlag usw. wählerisch wie die Laminarien selbst, so werden den verschiedenen Arten verschiedene charakteristische Epiphyten zukommen. Hierfür müßte freilich eine örtlich ausgedehntere Untersuchung das Vergleichsmaterial erbringen.

Ebenso können aber an ein und derselben Pflanze wenigstens für kleinere Formen wesentliche Standortsverschiedenheiten (in bezug auf Wasserbewegung, Beleuchtung, Schutz gegen Tiere usw.) geschaffen sein. Dies läßt sich ohne weiteres durch die Tatsache belegen, daß gewisse Epiphyten nur auf den Epiphyten einer Laminaria, nicht aber auf ihr selbst vorkommen. In gröberer Differenzierung sollte man die Unterschiede zwischen Ansiedlung auf einer einem tieferen Teil der Laminaria aufsitzenden *Rhodymenia* und der Spitze des Laminariablattes nicht für so schwerwiegend halten. Aber *Chantransia* z. B., so häufig sie auf Polysiphonien, Ceramien, Cladophoren usw. als Epiphyten einer Laminaria ist, habe ich nie auf Teilen dieser selbst finden können. Und etwa das Gegen-

teil trifft wohl für manche *Ectocarpus* zu, die typische Laminarienbesiedler sind. Hier spielen zweifellos Unterschiede in der Beschaffenheit der Oberfläche, in der Art der Keimung u. a. mit hinein. Doch lassen sich die Fragen, deren sich hier eine Reihe anknüpfen würde, nur auf experimentellem Wege lösen.

Den besonderen Zusammenhang zwischen Ansiedlungsort auf der *Laminaria* und Wasserbewegung mögen dann noch zwei Beispiele erläutern. Die Laminarien stehen sehr oft (besonders gilt das für *L. saccharina*) in Büscheln am Boden gedrängt zusammen. Die Stiele wachsen dann neben einander empor und umschließen sozusagen eine Wassersäule, in der ohne Zweifel Schutz vor starker Wasserbewegung vorhanden ist. Hier finden wir nun auf den Innenseiten die größeren Formen und die größeren Exemplare, auf den bewegteren Außenseiten geringere Vegetation.

Ferner ist es eine auffallende Tatsache, daß die Räschen bildenden Algen (*Ectocarpus*, *Rhodochorton*) sich auf den Stielen reichlich, selten auf den Blättern finden oder (*Ectocarpus*) dort in Buschform auftreten, wie die dort häufigeren Ceramien. Das hat seinen Grund darin, daß die Ansiedlungsfläche für die Rasen eine feste, in sich unbewegte sein muß, wie sie wohl am Stamm, nicht auf den Blättern vorliegt. Dort kann solche Rasenbildung nicht in gleicher Weise stattfinden.

Bei den verschiedenartigen an einer Laminaria gebotenen Verhältnissen nimmt es nicht wunder, daß Überschreitungen der Zonengrenzen durch die Epiphyten vorkommen. So fehlen litorale Algen an sich meist unter den Epiphyten der (sublitoralen) Laminarien, doch können in einzelnen Fällen Ausnahmen verständlich werden.

Fucus vesiculosus, als eine litorale Form und obenein eine der größten, wird begreiflicherweise selten als Epiphyt angetroffen. Dennoch scheint es vorzukommen, daß sich wenigstens sehr junge Pflänzchen auf anderen Formen, einmal gleichfalls litoralen, dann freilich nur etwa ebenso großen, oder auf den höchsten sublitoralen Algen vorübergehend ansiedeln. Daß man ältere Pflanzen ebenda vermißt, spricht dafür, daß ihre Entwicklung dort nicht gedeihlich fortschreitet. Unter den sublitoralen können gelegentlich auch Laminariaceen sein, auf denen ich verschiedentlich jugendliche Fucusvegetationen antraf, d. h. nur da, wo andere fehlten. Ich möchte annehmen, daß die sämtlichen Florideenepiphyten so viel schneller wachsen, daß sie in der Regel *Fucus* unterdrücken. Am charakteristischsten mit ist dann der Fall, wo ich *Fucus* reichlich auf *Saccorrhiza bulbosa* in der obersten sublitoralen Region (wo ich [V, S. 2] sie wohl zuerst als vorkommend bezeichnen konnte) wachsen sah, wo also die Nachbarschaft im Standort eine besonders nahe war. Daß die Fucuspflänzchen auf *Ascophyllum nodosum*, ihrem nächsten Nachbar, nicht häufig sich ansiedeln, erklärt sich aus den Größenverhältnissen und aus den verschiedenartigen Wasserverhältnissen (Bewegung!), die für ein Pflänzchen gegeben wären,

je nachdem, ob es auf dem Felsufer selbst oder auf einem lang flottierenden Ascophyllumsproß aufgesetzt wächst. Doch fanden sich Beispiele, dann indessen nur an den untersten Teilen des Ascophyllum, ähnlich zugleich auch einmal auf den Basalteilen einer *Alaria esculenta.*

Alle Standortsverschiedenheiten bedeuten zugleich hinsichtlich der umgebenden Organismen einen Unterschied und so vor allem einen auffallenden im Verhältnis zur Tierwelt. Auch dem Zoologen wird es nicht leicht sein, zu entscheiden, inwieweit bei dem Nebeneinander von festsitzenden Tieren (in Kolonien z. B.) und Pflanzen auf den Laminariaceenstielen eine Gunst oder Ungunst des Ortes für das Objekt oder ein Früher oder Später der Besiedlung, oder die Art und Schnelligkeit der Entwicklung, vor allem der Beanspruchung des Raumes und Beziehungen dieser Faktoren zur Jahreszeit für das Überwiegen des einen Ansiedlers über den anderen ausschlaggebend sind. Beispiele des Nebeneinanders und der Beeinflussung werden im genaueren später mitgeteilt. Hier soll nur noch auf den Umstand hingewiesen werden, daß für die Ansiedlung mancher Epiphyten überhaupt der vorhergegangene tierische Fraß wichtig mitspricht. Nirgends gedeihen die Ectocarpen, die Polysiphonien u. a. m. so leicht, wie auf den Stämmen mit angefressener und gelockerter Rinde, vgl. im speziellen Teil, S. 63. In den Gruben und Spalten finden sich ganze Klumpen von Keimlingen, die in diesen wohl durch die starke Schleimabsonderung nach der Verletzung besonders festgehalten werden. Zugleich enthalten diese Stellen auch reiche Mengen von tierischem Detritus, in dem wiederum Keimungs-, Anheftungs- und Wachstumsmöglichkeiten gegeben sind (vgl. S. 60).

Daß nun die Möglichkeit, Ausdehnung usw. dieses tierischen Angriffes auf die Rinde von vornherein vom Standorte abhängen, braucht kaum wieder gesagt zu werden. Umgekehrt werden Beobachtungen zeigen (S. 84), daß vorhandene Epiphyten gelegentlich vor tierischer Beschädigung schützen können, zugleich ein Hinweis auf die ungleiche physikalische und chemische Beschaffenheit des Zellmateriales verschiedener Algen und den daraus sich ergebenden »Geschmack« des Angreifers.

Außerdem aber bieten die dauernd auf den Laminarien angesiedelten koloniebildenden Tiere, die Bryozoen, vor allem Membranipora, wiederum für eine Reihe von neuen Epiphyten Festheftungsmöglichkeiten. In die Poren der Gehäuse hinein senken die zarten Uramien, Ectocarpen, Polysiphonien ihre Rhizoiden, kriechen zugleich auf der Decke der Gehäuse hin und gelangen so auf dem neuartigen Substrat doch zu üppiger Entwicklung. Ja, diese Entwicklung scheint wohl so weit zu gehen, daß gelegentlich die tierischen Ansiedler darunter leiden. Wie sollte man sonst die Tatsache erklären, daß die meisten Gehäuse, die starken Pflanzenwuchs zeigen, von den Bewohnern verlassen sind, während andererseits bewohnte oft jugendliche Vegetation zeigen?

Daß nun in anderen Fällen und zwar durch pelagische Tiere auch die zarten Epiphyten wieder vielfach angegriffen werden, das hat eine wunderliche, aber nicht unwichtige Veränderung der Vegetation und schließlich eine Vermehrung der Pflanzendecke zur Folge. Nirgends finden wir so viel regenerierte und aussprossende, umgestürzte und zerstückelte Pflanzenteile vor als unter den der detritusreichen, zerfressenen Rinde der Laminarien aufsitzenden zarteren Formen, besonders den Polysiphonien. Auch Mikroorganismen sind in diesen aus der Schleimabsonderung entstandenen Mengen organischer Reste besonders reichlich vorhanden. Diesen stellen augenscheinlich größere Tiere nach. Bei ihrem Besuch gerade dieser Stellen zerstören sie oder verletzen sie angesiedelte Pflänzchen, vielleicht fressen sie sie auch direkt an. Und diese liegenden Teile bilden dann nach Rhizoidentwicklung kriechende Stöcke und entsenden aufrechte Sprosse oder biegen den vorhandenen Sproßgipfel in die Höhe. Die Menge der verschiedenartig dabei entstehenden Gestalten ist außerordentlich, oft unübersehbar. In den Detritus eingesenkt, kann man so neben- und durcheinander liegende Sprosse, Rhizoiden in allen Richtungen und Keimlinge von ein und derselben Art finden.

3. Die Entwicklung der Epiphytenflora.

Schon hiermit haben wir eine Möglichkeit der Entstehung der Epiphytenvegetation erwähnt. Denn ebenso wie die zerstückelten Teile im Detritus haften und weiter wachsen, werden auch sonst losgerissene Partikelchen anderer kleinerer Formen, sofern sie regenerationsfähig sind, dort in dem Schleim sich gelegentlich festsetzen können.

Weit wichtiger ist natürlich die Rolle, die die Keimlinge bei der Bildung der charakteristischen Epiphytenfloren spielen. Wie schon erwähnt, sind gerade dieselben Stellen, von denen eben die Rede war, auch reich an Keimlingen, die sich vorzüglich in Schleimmassen und organischen Resten entwickeln können.

Nun sitzen aber weitaus die meisten Epiphyten auf unverletzten Pflanzenteilen, insbesondere die der Blätter. Und hier haften die Keimlinge nur im Schleim der Oberfläche und dem von ihnen selbst ausgeschiedenen an. Erstaunlich bleibt es dabei, daß selbst an zarten glatten Stengeln ohne vielfache Verzweigung die Keimlinge so leicht festsitzen. Zumal da ja, wie alle Beobachtungen, auch meine früheren (Tobler II, 1) gelehrt haben, die Haftorgane wohl mit unter dem Einfluß von Berührungsreizen entstehen.

Daß sich dabei die Keimlinge so oft haufenweise zusammenfinden, könnte vielleicht auf nachträgliche Entleerung eines abgerissenen Sporangiums an einer Stelle zurückzuführen sein. Dabei ist nicht ausgeschlossen, daß die Sporen schon im Sporangium gekeimt hatten, wie das verschiedentlich beobachtet ist, z. B. für *Ceramium.*

Im ganzen ist aber für die Ausgestaltung des weiteren Verhältnisses von Epiphyt zu Substrat die Art der Ausgestaltung der Haftorgane maßgebend. Davon hängt einmal die Stärke der Befestigung, resp. die für die Pflanze als Epiphyt erreichbare Dimension ab, sondern, wie wir sehen werden, auch das Verhältnis der beiden Pflanzen zu einander in physiologischer Hinsicht. Nur bestimmt ausgebildete Haftorgane sind imstande ganz oder teilweise in die Gewebe des Substrates einzudringen, nur gewisse Formen also fähig aus Epiphyten zu Endophyten zu werden (vgl. in physiologischer Beziehung auch S. 85).

Über das durchschnittliche Verhalten der Haftorgane sind bei den verschiedenen Gruppen von Oltmanns (Bd. I) Notizen gegeben, insbesondere für die Florideen auch eine eigene Darstellung (Bd. I, 644 ff.). Dort werden eine Reihe verschiedenartiger Formen neben einander geschildert, auch des verschiedenartigen Verhaltens eines und desselben Objektes je nach Art des Substrates ist dort gedacht. Wir werden nun im einzelnen genauer feststellen können, daß allerdings, wie Oltmanns sagt, die gleiche Art auf festem Substrate scheibenartig wächst, während sie in weiche Unterlagen mittels Auflösung der Sohle in Fäden eindringt. Aber wir werden auch sehen, daß es nur bestimmte Formen oder auch Formengruppen sind, die diese Auflösung der Sohle unter Umständen zeigen. Je komplizierter (und dann zugleich meist je ähnlicher dem Thallus) sich das Haftorgan gebaut erweist (z. B. Fucaceen, Laminariaceen), desto weniger leicht tritt der erwähnte Fall ein. Gerade unter diesem Gesichtspunkte werden die näheren Ausführungen über die Haftorgane einer Anzahl Algen selbst dann noch Interesse verdienen, wenn die Haftorgane äußerlich schon anderweitig bekannt waren. Daß die Typen der Haftorgane dem Thallusbau im übrigen in bestimmter Weise entsprechen, bedarf wohl kaum der Erwähnung.

B. Spezieller Teil.

1. Zur normalen und pathologischen Anatomie der Laminarien.

Über die Anatomie der Laminarien ist vieles ausführlich bekannt geworden, eine Zusammenfassung ja auch bei Oltmanns (Bd. I, 445 f.) vorhanden. Das Wichtigste für unsere Betrachtungen ist davon das, daß wir im normalen und erwachsenen Zustande ein Rindengewebe erkennen, das auf den Querschnitten sich aus ziemlich regelmäßigen in Radialreihen geordneten Zellen aufgebaut erweist. Nach außen schließt dies Gewebe mit einer epidermisartigen Schicht ab, deren Zellen eine stark schleimige Cuticula von beträchtlicher Dicke besitzen (»Schleimcuticula«). Dazu kommen als wichtig gelegentlich im Rindengewebe noch Schleimgänge, so bei *Laminaria Clustoni*, deren ältere Stämme sich bei zweifelhaften Exemplaren bekanntlich sofort und makroskopisch daran vor anderen unterscheiden lassen.

Was die Blätter betrifft, so findet sich das rindenartige Gewebe — hier vor allem Assimilationsgewebe — in noch größerer Ausdehnung vor, darauf folgt das lockere zum Teil aus gestreckten Elementen bestehende Mark. Die Grenze beider Gewebe oder die Rindenzone selbst sind stets durch die Schleimgänge gekennzeichnet, die bisweilen zarte Kanäle bis unmittelbar unter die Oberfläche entsenden. Dies ist nicht unwichtig zu bemerken für die Fälle der Verletzung der obersten Schicht, wo dann ein ganz besonders reichlicher Ausfluß von Schleim stattfinden muß. Der größere Reichtum der Blätter aller Arten an Schleimgängen erklärt die Schlüpfrigkeit ihrer Oberfläche, um so mehr als die ausgedehnten Blattflächen selten völlig frei von verletzten Stellen sein dürften. Entstehen doch auf diesem Wege mit Hilfe nachträglicher Vernarbung die Schlitze und Risse, die die Lappenform der Blattspreiten bedingen.

Im einzelnen wäre für *L. saccharina* gegenüber den meist in Betracht kommenden Arten (*digitata*, *Clustoni*) auf die dünnere Ausbildung der Blattspreite, die daraus resultierende größere Unebenheit (Bildung blasenartiger Erhebungen, Welligkeit besonders an jungen Exemplaren) und stärkere Beweglichkeit aufmerksam zu machen. Es mag dies mit ein Grund für ihre weit geringere durchschnittliche Besiedelung sein, die oft auffällt. Übrigens sind ebenso auch tierische Bewohner ihrer Blattspreiten seltener als auf den anderen Formen. Nur an Exemplaren größerer Tiefe kann sich das anders darstellen.

Neben den *Laminaria*-Arten selbst macht die hier daneben zu stellende *Saccorrhiza* keine wesentliche Ausnahme in anatomischer Beziehung. Ihr Stamm freilich verhält sich morphologisch völlig abweichend, wäre auch für Besiedlung durch Epiphyten um seiner Ohrenbildungen willen hervorragend geeignet, wenn nicht offenbar der Standort es anders mit sich brächte. Die trotzdem besiedelten Blätter der Exemplare des gleichen Standortes (nur solche von einem der wenigen bekannten habe ich zur Hand gehabt, Tobler V) zeichnen sich auffällig durch ihre größere Derbheit, Lederartigkeit oder Härte aus. Das hat seinen Grund nicht etwa in Differenzen der Gewebe, sondern in einer größeren Dicke und offenbar von *Laminaria* abweichenden Wandbeschaffenheit. Dies letztere zeigt sich in der großen Resistenz einzelner, ja frei herausstehender Zellwände an verletzten Stellen und in der dabei eintretenden Verhärtung und Bräunung der Membranreste.

Zur normalen Anatomie von Stamm und Blatt muß nun gleich hinzugefügt werden, daß wenig Exemplare am natürlichen Standorte diese Verhältnisse vollständig und intakt zu zeigen vermögen. Aus Gründen, die wir noch weiter unten zu berühren haben werden, sind die Laminarien Verletzungen sehr stark ausgesetzt. Und zwar sind diese nicht sowohl gelegentliche und tiefgehende, als vielmehr, wo sie sich finden, oberflächliche und weit ausgedehnte. Der *Laminaria*-Stamm wird in solchem Maße

angefressen von Tieren, daß wir hier und da sämtliche Stengel einer Lokalität, völlig ihrer ursprünglichen Rinde beraubt fanden. Die Blätter sind dem offenbar nicht so stark ausgesetzt, doch werden sie natürlich oft von Tieren oder auch durch die Gewalt des Wassers zerrissen und durchlöchert. In beiden Fällen können die genannten Organe aber ihre Funktionen an der Pflanze unverändert beibehalten, da ja die Verletzung keine besonderen Elemente der Pflanze entfernt. Die Folgen der Verwundung an den Blättern sind ziemlich einfacher Art. Es tritt um die Löcher oder an den eingerissenen Spalten eine Vernarbung resp. Rindenbildung ohne wesentliche Neubildung ein (vgl. bei Oltmanns für *Fucus*, Bd. II, 243).

Am Stamme dagegen ist durch die Entfernung der Epidermis mit der Schleimcuticula zunächst eine Schleimabsonderung als natürliche Folge zu verzeichnen. Wo wir die besonderen Schleimgänge nahe der Oberfläche haben (wie bei *L. Clustoni*) ist diese dann besonders groß, wenn die Verletzung deren nach außen gehende Öffnungen oder sie selbst mit begreift. In der Tat fühlen sich die ihrer obersten Zellagen beraubten Stengel viel schleimiger an als vorher die intakten. Sodann tritt eine Vernarbung der einzelnen Radialreihen der Rinde je nach der Tiefe ihrer Verletzung ein. Eine Anzahl Zellen wird noch abgestoßen, über einer bestimmten in jeder Reihe entsteht eine Art Kopfbildung, der Schleimcuticula von früher völlig gleichend.

Die getrennte und vor allem nicht gleich hoch an allen Reihen neben einander stattfindende Cuticularbildung bewirkt nun mit der Verdickung der neuen Außenwand begreiflicherweise ein gegenseitiges Abspreizen der Reihen von einander. Sie reißen deshalb ein, und es bilden sich bis zu 3, 4 Zellen herabgreifende Spalten (vgl. Fig. 1).

5. Die Befestigungsweisen einiger Epiphyten.

Rhodochorton.

Die Rhodochortonräschen erheben sich aus einer oft ausgedehnten, zunächst einschichtigen Sohle. Diese kann aus einer zusammenhängenden Fläche von insgesamt 30—50 Zellen bestehen. Sie entsteht durch Teilungen in zwei zu einander etwa senkrechten Richtungen; da aber die der einen im ganzen überwiegen, so bekommt die Sohle in der Regel langgezogene Formen, endet vielfach auch in einfache Zellreihen aus und ist in der Regel nur zwei oder drei Zellen breit. Bemerkenswert ist dabei, daß die Sohle selten oder nie in einer Ebene und völlig auf der cuticulaartigen Außenfläche der Epidermiszellreihen von *Laminaria* zu liegen scheint, sondern daß schon diese Sohlenteile immer etwas eingesenkt gefunden werden. Da die Oberfläche der *Laminaria* selten an sich völlig eben ist, so kann diese Lagerung daraus erklärt werden; ihre Selbstverständlichkeit bei dem untersuchten Material darf ich aber wohl auch als Folge der Or-

ganisation des Epiphyten in Anspruch nehmen, insbesondere wenn man das Eindringen der gleich zu erwähnenden Rhizoiden bedenkt.

Das starke Anschmiegen der Sohle an die Unterlage resp. das Einsenken bringt es mit sich, daß man auf Flächenschnitten die Sohlenfläche wohl auch durchbrochen oder die Sohle in getrennten Armen von Fadenform sich um die Inseln von *Laminaria*-Epidermiszellen herumziehen sieht. Größe und Ausgestaltung dieser Inseln bringen es deutlich zutage, daß das Wachstum der Sohlenteile durch die Oberfläche beeinflußt ist. Etwaigen nachträglichen Änderungen in deren Beschaffenheit können auch nachträgliche Veränderungen in Breite oder Dichte der Sohle entsprechen. Sehr häufig entstehen durch Hervorwölbung und Wandbildung noch an älteren resp. mittleren Partien Seitensprosse in der Sohlenebene. Charakteristisch ist nun aber vor allem, daß von dieser Sohle aus sich rhizoidartige Zellreihen oder Zellkomplexe in den Laminariathallus hinein erstrecken. Von den eigentlichen Rhizoiden anderer Algen unterscheiden sich diese Gebilde dadurch, daß ihre Form nicht ausschließlich langgestreckt ist, daß auch ihre einzelnen Zellen nicht langgestreckt erscheinen und daß endlich im oberen Teil häufig die Zellen zu mehreren nebeneinander liegend dem Gebilde mehr Zapfenform verleihen (Fig. 2). Die Organe sind Haftorgane, wie wir sie sonst nicht kennen, von Keilform, mehrzelligem Querschnitt und vor allem stärkster Anpassung an das Substrat. Sie stellen einen Übergang von hochgebauten Haftorganen (Fucaceen, härtere Rhodophyceen) zu den zarten Rhizoiden (Ectocarpaceen, meist Rhodophyceen) dar, zugleich aber auch von den einschichtigen Sohlen (*Sphacelarien*, *Myrionema*) zu den vielschichtigen Haftscheiben (Enden großer Haftorgane, Fucaceen).

Es entstehen diese Organe ohne Zweifel aus der starken Anschmiegung der Sohle an das Substrat und oft sicher in präformierten Spalten. Daß aber nach stattgefundenem Eindringen in die Laminariarinde die Rhizoiden sich wesentlich verbeitern, ergibt sich aus Befunden, die verzweigte Rhodochortonstämmchen in die *Laminaria* eingesenkt zeigen. Hier dürfte der rhizoidartige Fuß des Pflänzchens nachträglich zur Verdickung seines Umfangs und im oberen Teil des eingesenkten Stückes zur Verzweigung gelangt sein.

Daß solche Zunahme der eingedrungenen Zellreihen, oder ihre Vermehrung ohne Einfluß auf die benachbarten Zellen des Wirtsgewebes bleibe, ist von vornherein unwahrscheinlich, insbesondere wenn man das Vernarbungsvermögen der *Laminaria* in Betracht zieht, das durch die starke Gallertbildung an sich eher einem Verschluß der Spalte als einer Erweiterung Folge geben müßte.

Nun findet man in der Tat öfter um die senkrecht eingedrungenen Rhizoiden von *Rhodochorton* Zellen liegen, die glasig braunen homogenen Inhalt haben, d. h. in denen offenbar die Chromatophoren bereits zersetzt sind. (In der Fig. 3 sind diese Zellen mit einem Kreuz bezeichnet.) Ebenso

finden sich abgestorbene Zellen auf Oberflächenschnitten, wo sie gelegentlich zwischen den kriechenden Teilen der Floridee z. B. in den Maschen des hier und da von diesen gebildeten Netzwerkes sichtbar werden (vgl. Fig. 3). Eine Ähnlichkeit mit Vernarbungsvorgängen wird dann, abgesehen von solchen absterbenden Zellen, hervorgerufen durch starke Membranverdickung oder Gallertbildung um die Rhizoidensenker herum und zwar sowohl von seiten der Laminaria als auch des Rhodochorton. Im ganzen fand ich diese Hülle von gallertiger Membransubstanz und oft starkem Lichtbrechungsvermögen stärker ausgeprägt an den Stellen, wo die Zellen der Laminaria weniger lädiert waren, wo z. B. abgestorbene fehlten. Es wird demnach wohl so sein, daß die Laminaria dem schädigenden Einfluß des Rhodochorton durch diese dicken Membranmassen vorbeugt, vielleicht dadurch dann an dem Rhizoid des Eindringlings eine ähnliche Bildung auslöst, und so jedenfalls keine Zellen durch den Tod verliert. Worin im genaueren der schädigende Einfluß besteht, ob im speziellen nur die Umfangszunahme schädigt oder kompliziertere Ernährungsbeziehungen vorliegen, ist natürlich so nicht zu entscheiden.

Chantransia.

Chantransia ist ein ausgesprochener Sohlenbildner. Schon die Keimpflanzen, die ich neben den Erwachsenen auf Laminaria vorfand, zeigten im Stadium weniger Zellen die Sohlenbildung. Im Dreizellenstadium beginnt sich die mittlere der drei Zellen zu strecken (vgl. Taf. I, Fig. 5). Später entstehen aus den Seitenzellen die übrigen Zellen der Haftscheibe.

Das Vorkommen der *Chantransia* war bei meinem Material ein doppeltes, einmal auf den der *Laminaria* aufsitzenden *Rhodymenia*-Blättern und andererseits auf den die *Laminaria*-Rinde bekleidenden Bryozoenspitzen, besonders auf *Alcyonidium hispidum.* Daß die *Chantransia*-Pflänzchen sich auf der *Laminaria* selbst ansiedelten, habe ich nur einmal (*L. saccharina*) bemerkt. Ich finde mit dieser Tatsache übereinstimmend den Befund, daß auf der *Rhodymenia* sich die Pflänzchen auch nur im Schutze der kleinen Unebenheiten, in Löchern usw. angesiedelt hatten. An solchen ist die Rhodymeniaoberfläche reich, insbesondere ist die Fähigkeit der Prolifikation, die den Lappen zukommt, eine Grundlage für die massenhafte Ansiedelung der Chantransien. Die Prolifikation der Rhodymenien erfolgt nämlich so, daß durch Wucherung ganz beschränkter Epidermispartien zunächst etwa kugelige Anhängsel auf der Oberfläche des Blattes entstehen. In deren Schutz, in den Winkeln an ihrem Fuße, nisten die Chantransien in großer Zahl.

Ebenso sind sie in kleinen Löchern zu bemerken, die als Folge von Fraß usw. vorkommen. Allen solchen Unebenheiten schmiegen sie sich mit der im Flächenbilde öfter strahligen, körperlich als Zellklumpen von Halbkugelform erscheinenden Sohle an. Diese Anschmiegung wird aber

nirgends so deutlich, wie bei den auf den Stacheln des *Alcyonidium* sitzenden Exemplaren (Fig. 5 u. 6). Hier halten die Basalteile der Chantransia fast handartig die Nadel umkrallt, umfassen sie im Laufe des Wachstums immer mehr, ja können sich an dünneren Stellen etwa ringkragenartig zusammenschließen. Von diesen Zellflächen, die bei so großer Ausdehnung einschichtig bleiben, können gelegentlich wohl alle Zellen zu Sprossen auswachsen. Man trifft Räschen, die eine Gesamtsohle erkennen lassen, also vermutlich zum Teil aus sekundären Prolifikationen bestehen, an anderen Orten sind es bei größeren Sohlenflächen vorzugsweise median gelegene Gruppen von 3—6 Zellen, die jede einen Sproß tragen. Endlich aber habe ich auf mit Keimlingen besetzten *Bryozoen*-Stücken auch nahe aneinander gerückte, noch wenigzellige Haftscheiben gesehen, die eine Verschmelzung zeigten oder als bevorstehend andeuteten.

Eigentümliche, aber nicht seltene Fälle sind die, bei denen sich die Chantransia nicht auf, sondern in den Membraniporenlagern entwickelte. In dem Hohlraum des Gehäuses war die Haftscheibe entwickelt, aus ihr erhoben sich die Sprosse und ragten durch die Poren des Lagers hindurch. Die Entwicklung der Haftscheibe war gering, nur wenige Zellen umgaben die aufsteigenden Sprosse (Fig. 4).

Ceramium.

Die Ceramien gehören zu den häufigsten Epiphyten. Sie sind ziemlich wahllos in ihrem Substrat, da sie als Keimlinge sehr verschiedene Gestaltung ihrer Haftorgane aufweisen können (vgl. auch Tobler, I. S. 6). Fast immer besitzen sie in früher Jugend lange zarte Rhizoiden (wo sie reichlich auftreten, ist der aus ihnen gebildete Filz oft mit bloßem Auge sichtbar). Vermöge dieser haften die Keimlinge leicht und fest an, so daß bezüglich der speziellen Orte ihres Vorkommens wenig Besonderheiten zu nennen sind. Die Enden dieser langen Rhizoiden können nun auch zu einzelligen bis höchstens dreizelligen kleinen Scheiben werden. Die Gesamtheit dieser Rhizoidenenden bildet also eine Fläche, die dem Substrat fest aufliegt. Alle ihre Zellen besitzen charakteristischerweise stets Chromatophoren und Stärke, die beide den längsverlaufenden und geschlängelten Rhizoidenteilen weit weniger zukommen. Eine abweichende kompaktere Form des Haftorgans kann nur unter besonderen Umständen zustande kommen (vgl. Fig. 8 und Text dazu).

Sämtliche Rhizoiden, deren Zahl mit dem Alter des Stammes weiter zunimmt, haben ihren Ursprung in den Rindenzellen. Aus der zentralen Reihe sind bei einigermaßen vielzelligen Stadien der Ceramien keine mehr zu erkennen, doch deuten die beobachteten Keimungsbilder darauf hin, daß das in der Jugend der Fall ist (Fig. 9). Ein Zurücktreten, Überwuchertwerden oder Eingehen dieses zentralen (primären) Rhizoids ist um so wahrscheinlicher, als auch die ältesten aus Rindenzellen gesprossen

allmählich unterdrückt werden von den zahlreicheren und kräftigeren, die aus höherer Region des Stämmchens erscheinen.

Mit diesem Wachstum des Rhizoidensystems ist eine wichtige Veränderung verbunden, die mit dem Stämmchen sich vollzieht: während es nämlich in frühester Jugend mit dem zentralen Teil oder dessen Verlängerung (wenn man sie als Rhizoid nicht bezeichnen will) dem Substrat fast anhaftet und drei bis sechs Rhizoiden aus Rindenzellen davon nach den Seiten ausstrahlen, wird mit fortschreitender Entwicklung allmählich das Stämmchen von den sekundären Rhizoiden emporgehoben. Diese schlängeln und verzweigen sich immer stärker und bilden so ein dichtes filziges Geflecht, das sich auf dem Substrat z. B. den Laminariablättern weit ausbreitet. Nur die obersten Schnitte (parallel dem Substrate) zeigen dann Stämmchenteile, alle folgenden nur in allen Richtungen getroffene, chromatophorenarme Rhizoiden und erst tief unten auf dem Substrat erscheint die chromatophorenreiche, kleinzellige Anheftungsschicht. Ein Eindringen habe ich nie beobachtet, die flache Ausbildung der Enden konnte sogar gelegentlich Spalten in der Rinde des Substrates überbrücken.

Anders dagegen verhielten sich wenigstens zum Teil die Rhizoiden der Exemplare, die (wie nicht selten) über Bryozoenlagern der *Laminaria* aufsaßen. Bei den nicht zahlreichen jüngsten Stadien, die hierbei waren, waren die wenigen Rhizoiden auffallend breit und kurz, fast lappig, bei den älteren Exemplaren waren längere Rhizoiden zum Teil auf der Oberfläche flach kriechend, zum Teil aber auch durch die Poren des Bryozoengehäuses (Membranipora spec.) eindringend zu bemerken (Fig. 7). Einige krümmten sich im Innern der Membranipora stark, fast hakenartig, andere bildeten ebenda ein stärkeres und wieder mit Verbreiterungen endendes Geflecht. Ein Ausnahmefall an einer auf weitere Entfernung hin porenfreien Stelle (zugleich Einsenkung des gewölbten Gehäuses!) war das Vorkommen eines breiteren Fußes, der sich aus verzweigten, verdickten und eng parallel neben einander, senkrecht zum Substrat gelagerten Hyphenrhizoiden gebildet erwies. Nur bei sehr wenigen war an dem unteren Ende horizontale Ausbreitung und Scheibencharakter wahrzunehmen.

Nun ist aber für die Ceramien neben diesem aufrechten notwendig noch des sehr häufigen liegenden Typus zu gedenken. Dieser findet sich überall reichlich zwischen den aufrechten, insbesondere aber an höheren Teilen des Substrates, darum also besonders auf den Bryozoengehäusen. Die Entstehung kann von dreierlei Art sein:

1. legen sich Keimpflanzen um, erhalten dadurch kriechenden Charakter und öfter verkümmerte Basis.
2. werden Äste der älteren Teile abgerissen und zwischen der Vegetation festgehalten.
3. bekommen sehr tief inserierte Äste der größeren Exemplare durch ihre Lage (und die Beleuchtung?) den kriechenden, stolonenartigen Charakter.

In allen drei Fällen sprossen mehr oder weniger fern von der Basis und nicht wie sonst allmählich von ihr heraufsteigend Rhizoiden aus den Rindenzellen, fast stets einseitig und lokal beschränkt. Sie treten zuerst an den Knotenstellen (Stellen zwischen den Zellen des zentralen Stranges) auf und zugleich unter Bevorzugung der dem Substrat am meisten genäherten Teile, so bei gekrümmten Stücken an den Knickstellen (vgl. ähnlich S. 71). Dies Verhalten wird besonders deutlich an den etwa vorhandenen Basalenden abgerissener Äste. (Über etwaige Regeneration und ihre Bedingungen an Stücken der Art habe ich früher Beobachtungen gemacht, vgl. Tobler III, 490.) Bei diesen meist beträchtlichen Bruchstücken (die wohl auch ganze umgefallene ältere Pflänzchen sein mögen) die Endzellen der zentralen Zellreihe als stark verdickte Wandkuppen zu sehen, bedeckt von wenigen Rindenzellen. Diese bilden, soweit sie unter der Mittellinie des Sprosses liegen, Rhizoiden, in der mittleren Zone nur noch kurze Stümpfe, und sind im oberen Teil völlig unverändert.

Alle niederliegenden Sprosse bilden dann, ihrem Rhizomcharakter entsprechend, nach oben aufrechte Äste normalen Baues. Auf der Unterseite ihrer Ansatzstelle entstehen übrigens besonders viel Rhizoiden. Deren Zahl ist unter den ältesten der vertikalen Sprosse natürlich am größten, die umfangreichsten Sprosse aber erheben sich aus dem rhizomartigen Teil meist an dem Basalende.

Wie sich aus dem Vorhergehenden schon deutlich die Entstehung der Rhizoiden von Berührungsreizen und Verwandtem abhängig zeigte, so trat dies in einigen Beobachtungen noch klarer hervor: diese betreffen ältere *Ceramium*-Stämmchen, die bis zu beträchtlicher Höhe (etwa 5 bis 8 mm) mit Membraniporen umkleidet waren. Nur dieser panzerartigen Bekleidung verdankten die Pflänzchen ihren festen Stand, da eben dadurch ihre Rhizoidenbildung an der Basis wesentlich gehemmt worden war. Die oben erwähnte, sonst die Regel bildende Emporhebung der Stammbasis über das Substrat durch das Dickicht der Rhizoiden fehlte hier. Wenig über dem Boden war aber eine wohl nachträglich aufgetretene Lücke im Panzer, und aus dieser entsprang ein dichtes Rhizoidenbüschel. Bei näherem Zusehen indessen zeigten sich auch unter dem Membraniporengürtel an allen Stellen zahlreiche Rhizoidansätze. Augenscheinlich hatte der Berührungsreiz die Oberfläche so beeinflußt. Nur war natürlich die Möglichkeit der Entwicklung eine sehr geringe und ungleiche. Lediglich in den halbkugeligen Höhlungen des Panzers waren stummelartige und mit dickwandiger Endkappe (Anzeichen von Vernarbung in anderen Fällen!) versehene Rhizoidfortsätze der Rinde zu erkennen, sie fehlten an den engumschlossenen Teilen. Wo es dagegen der Raum gelegentlich gestattete, waren die Rhizoiden auch weiter entwickelt und, wie nicht anders möglich, längs dem Stamme unter der Membranipora abwärts gewachsen. Wo sie fest eingeschlossen waren, erschienen ihre Wände, wie auch die Wände

des eingeengten Stämmchens im allgemeinen, stärker verdickt als gewöhnlich. Das gleiche beobachtete ich übrigens an einer Stelle, wo ein *Ceramium*-Stamm samt an ihm entlang wachsenden Rhizoid von einer Haftscheibe der Callophyllis überwallt war. Alle diese Beobachtungen lassen die Annahme zu, daß unter Druck die Wandstärke zunimmt.

Hier mag ein differentes Verhalten angeschlossen werden, das die auf *Laminaria* direkt und auf *Rhodymenia* aufsitzenden Ceramien zeigten. Die ersteren zeigten ihr Rhizoidenbündel von oft regelmäßiger, d. h. paralleler Ausbildung der Fäden, die sich, meist nur aus dem untersten Stück der Sproßbasis entspringend, dann oft auch dem Substrat als flache Scheibe, d. h. fest aufeinander, anlegten. Nicht selten war einseitig stärkere Entwicklung, auch dann aber parallel gestellter Fäden zu verzeichnen. Zugleich reichte dann die Ursprungszone der Rhizoiden am Stamme höher auf der bevorzugten Seite hinauf. Die auf *Rhodymenia* sitzenden Exemplare dagegen waren erstens mit ihrer Basis weiter vom Substrat abgehoben und zweitens besaßen sie (bei gleicher Stammgröße) mehr Rhizoiden. Deren Ansatzstellen erstreckten sich unzusammenhängend und ungleichmäßig weit am Stamme herauf. Die Rhizoiden selbst waren durcheinander gewirrt ohne vorherrschende Anordnung irgendwelcher Art. Bei dieser differenten Ausbildung stehe ich nicht an, für den ersten Fall geringere resp. gleichbleibend einseitig stärkere Wasserbewegung, für den letzteren allgemein heftigere Bewegung der Epiphyten als Grund anzunehmen.

Eines eigentümlichen Verhaltens der Rhizoiden, das ihre Polarität angeht, muß noch gedacht werden, eines Verhaltens, das allerdings nur unter besonderen Verhältnissen eintreten kann, nämlich, wenn die Rhizoiden an ein Loch der blattartigen Unterlage gelangen und also auf der anderen Seite wieder hervortreten.

Bei den zahlreichen *Ceramium*-Pflänzchen, die stellenweise die Blätter der *Rhodymenia* besiedelten, fand ich ein größeres, das hart neben einer Durchbohrung des Thallus der *R.* angesiedelt war und ein dichtes Bündel von Rhizoiden durch dieses hindurchschickte. Auf der anderen Seite befanden sich aber jüngere und vermutlich in dem Knäuel der durchgedrungenen Rhizoiden angesiedelte weitere Ceramien, die ihrerseits ebenfalls durch das Loch Rhizoiden hindurchtrieben. Vielfach waren von beiden Seiten Rhizoiden durch das Flechtwerk des Basalteils der Antipodenpflänzchen durchwachsend und erst daneben mit haftscheibenartiger Verbreiterung auf der *Rhodymenia*-Oberfläche befestigt zu sehen. Die Rhizoidenenden zeichneten sich hier durch ganz besondere Dickwandigkeit und gepreßte Lage der Zellen aus. Das Anschmiegen an die Substratfläche war überall deutlich, auf ihr krochen auch die Fäden durch die Öffnung, ließen aber dann gerade in der Öffnung häufige dichotomoide Teilung erkennen, die zum Kriechen eines Fadens auf dem anderen führte. Der *Rhodymenia*-Thallus besaß übrigens in der nächsten Umgebung der Durchbohrung re-

lativ kleinzellige, sehr dickwandige und lückenlose Struktur, so daß die rindenartige Schicht seines Querschnittes hier wesentlich verbreitert erscheint. — Die frei herausragenden Rhizoiden, wie sie sich neben den Achsen der anderen Seite gelegentlich auch fanden, waren sehr lang und dünn (haarartig) ausgewachsen, trugen viele Verzweigungen, bisweilen an jedem Gliede fast einen der astartigen Triebe (Fig. 10 und 11). Sie zeigten auch sonst Auffallendes: stark verdickte Wände an den Verzweigungsstellen, kleine Eckzellbildung unter der Verzweigungsstelle durch Auftreten schräger Balken und Wände, endlich auch Regeneration der Spitzen unter Bildung taschenartiger Restzellen mit Inhaltsresten, auch Chromatophoren (vgl. Fig. 10). Die starken Verletzungen mögen mit dem freien Herausragen der Rhizoiden über die Fläche, einem ihnen nicht zukommenden Verhalten, sowie der Zartheit dieser neben kleinen Stämmchen und Ästen ihren Platz findenden Elemente erklärt sein; ob und wie weit Abweichungen polaren Verhaltens in den einmaligen Vorkommnissen zu sehen sind, entscheide ich nicht. Bezüglich der Seltenheit des Vorkommens mag noch bemerkt sein, daß ich auf den z. B. *Rhodymenia*-Blättern die Ceramien beiderseits angesiedelt fand, auf denen der Laminarien dagegen nicht. Dort waren auf der der reichbesiedelten (Ober-)seite abgekehrten nur ganz junge Pflänzchen, gar keine älteren zu finden. Ohne Zweifel keimen die dort anheftenden Sporen zwar auch, gelangen aber nicht über ein gewisses Maß der Entwicklung hinaus.

Ptilota.

An *Ceramium* schließt sich in vieler Hinsicht die zur gleichen Familie gehörende *Ptilota plumosa* (L.) C. Ag. an. Auch hier gehen aus den Rindenzellen in der untersten Stammregion reichlich Rhizoiden hervor, die aber zunächst den Stamm fest bekleiden und als ein kompaktes Bündel fortsetzen. Sie dringen zwischen den Ectocarpuslagern vor, werden indes an den untersuchten Exemplaren die *Laminaria*-Oberfläche wohl nie erreicht haben. Auffallend im Vergleich mit Ceramien erscheint aber erstens, daß die Neigung zur Rhizoidbildung nur einer fast ganz im Substrat (Ectocarpus) verschwindenden, geschlossenen Zone zukommt, über der zwar sofort kleine Sprosse auf der Hauptachse, nie aber noch einzelne höhere Rhizoidanlagen sichtbar werden. Sodann aber besitzt *Ptilota* in der gleichen basalen Region der Rhizoiden von gewöhnlicher Art noch eine Anzahl abweichend erscheinender meist aus der Mitte der Rhizoidmasse auftretender, dann jedoch umgebogen auf dem Substrat horizontal verlaufender Fäden. Diese sind wesentlich breiter und zeigen viele Chromatophoren. Sie enden gelegentlich in eine Reihe von etwa 8—10 ganz gedrungen sproßartigen Zellen (Fig. 13). Durch einige gleich kräftige Verzweigungen entsteht daraus ein sehr lockeres Häufchen von dunkelroten Gliederfäden. Aus diesen gehen nun weiter, auf der Oberfläche des Ectocarpuslagers oder fast darein versenkt, kleine aufrechte Sprosse und schließlich junge Achsen mit

normalem Habitus hervor (Fig. 12 und 14). Der Ausläufercharakter dieser Gebilde ist also klar. Es deutet vieles darauf hin, daß diese Fäden den basalwärts auswachsenden zentralen Teilen des *Ptilota*-Sprosses ihren Ursprung verdanken. Sie dokumentieren diesen Sproßcharakter dann in ihren Spitzenteilen und in der Fähigkeit der Bildung junger Sprosse, obwohl sie habituell in dem größten Teil ihres Verlaufes Rhizoiden gleichen. Diese Ausläufer sind einzig unter mir bekannten ähnlich erscheinenden Bildungen durch ihren Ursprung und ihre anfängliche Wachstumsrichtung. Bisweilen erschienen auf nebeneinander liegenden Zellen solcher Ausläufer je ein normaler Sproß, es blieben solche auch bis zu beträchtlichem Umfange, ja wenn sie selbst schon reiche Berindung besaßen, noch deutlich auf dem dicken Ausläuferfaden aufsitzen. Bei den großen Exemplaren kann dann das Glied des Ausläufers, dem der Sproß entsprang, nicht mehr erkannt werden, weil die reiche Menge der basalen Rhizoiden es überdeckt.

Polysiphonia urceolata.

Auf den Bryozoenlagern der *Laminaria* fand sich die *P. urceolata* in größeren kriechenden Lagern reichlich vor. Die Hauptachse zeigte völlig die dorsiventrale Ausbildung der Herposiphonien oder anderer Repens-Typen. Selbst an der leicht hochgekrümmten Scheitelpartie erschienen die jüngsten Sproßanlagen nur oberseitig, unterseits dagegen als erste Rhizoiden. Alle Rhizoiden enden in einer kleinen Haftscheibe. Sie entspringen besonders häufig hart neben den Stellen, wo ein aus dem Bryozoenlager aufragender Zacken die Achse berührt (vergl. ähnlich S. 68) und verlaufen dann diesem parallel nach unten, um sich der Basis des Zackens anzuschmiegen. Die Rhizoiden besaßen deshalb durchschnittlich etwa die Länge der Zacken selbst, tieferes Eindringen (etwa durch die Öffnungen des stark verschmutzten Lagers) habe ich nicht gesehen.

Die Sprosse der Hauptachse ließen die für *Herposiphonia* charakteristische Unterscheidung in Lang- und Kurztriebe vermissen. Vielmehr waren die nicht dorsiventralen Sprosse überhaupt nicht zahlreich und kurz. Offenbar legen sie sich bald nieder und werden zu dorsiventralen liegenden Achsen. Diese bilden deshalb viel verzweigte Systeme, zeigen öfter Gabelung gleich starker Achsen usw. Ursprüngliche Basalteile habe ich nicht gesehen, wohl aber kräftige Achsenstücke von Rhizomcharakter mit vernarbtem Ende (vergl. bei *Ceramium* S. 68).

Auffallend bei Polysiphonien ist das massenhafte gemeinsame Auftreten der Keimlinge. Und insbesondere hier noch die Bevorzugung von solchen Orten, wo viel tierische und pflanzliche Reste (Detritus, Ectocarpuslager usw.) vorliegen. Zwischen den größeren Haftwurzeln der Laminarien, in den Ectocarpushaufen an der Blattbasis wenigstens fehlen die Keimlinge selten. Eine weitere Entwicklung ist vielfach aus Lichtmangel ausgeschlossen. An freier stehenden sonst ähnlich gebauten Alariawurzelhaufen

waren auch viele größere Exemplare in den Schmutzmassen zwischen den fingerartigen Haftorganen eingebettet. Diesem Anheften an klebrigen Massen des Substrates mag es zuzuschreiben sein, daß, wie ich (II, S. 5) früher schon zeigte, die Rhizoidbildung am Keimling gegenüber anderen Objekten gleicher Größe zurücktritt, hier fand ich sogar beträchtliche Exemplare aus 30 und mehr Zellen nur mit einer Art kugeliger Basis in den Schmutz eingesenkt und frei von Haftorganen (vergl. S. 85). Ebenso sind übrigens auch große, liegende Exemplare lediglich auf oder im Detritus verankert nicht selten.

Dagegen sind normale aufrechte Exemplare der Art gar nicht häufig als Epiphyten und insbesondere überhaupt die Vegetation an glatten, von Detritus oder tierischen Ansiedlern freien Stellen nie von dieser *Polysiphonia* gebildet.

Rhodymenia.

Rhodymenia, wohl der häufigste der größeren Epiphyten in der Laminarienflora, besitzt ausschließlich typische Haftscheiben. Die Pflanzen bekleiden das Substrat (fast stets Stämme) in solcher Menge als dichter Wald von Büschelpflänzchen, daß es schwer fällt, die einzelnen Exemplare von einander zu trennen. Die Scheiben können ohnehin einander überwachsen, dazu proliferieren sie, kurz, das Bild ist ein außerordentlich vielgestaltiges.

Die Haftscheiben erreichen einen Durchmesser von gegen 1 cm und eine größte Höhe von 4—6 mm. Die Gestalt kann eine flache oder steil kegelförmige sein, das hängt von der Umgebung (z. B. der Zahl der zusammensitzenden Haftscheiben) ab. Die Oberfläche trägt zahlreiche Unebenheiten, die meist solchen der unter der Haftscheibe gelegenen Laminariaoberfläche entsprechen (z. B. Polstern kleiner anderer Algen), weitere Unebenheiten sind junge Prolifikationen (Fig. 16).

Das anatomische Bild größerer Scheiben zeigt, daß ein zentrifugales Wachstum am Rande und von einer gewissen Höhe der Scheibe resp. bei einer gewissen Entfernung vom Rande an ein basifugales vorliegt. Die untersten Zellschichten auf senkrecht zur Laminariaoberfläche geführten Schnitten zeigen in der Haftscheibe fast allein schmale, langgestreckte Elemente, erst weiter herauf werden sie breiter und im einzelnen kürzer. Die Fadenpartien, die den Boden bilden, schmiegen sich dem Substrate vollkommen an, füllen seine Unebenheiten dabei aus und quellen in Löcher förmlich herein (Fig. 15). An den (niedrigeren) Randpartien finden sich auslaufend nur diese englumigeren horizontalen Elemente, die auf dem Substrat zentrifugal fortkriechen. Erst einige Zelllängen vom Rande entfernt erscheinen sich aufrichtende Fäden, vermehren sich nach der Mitte zu und werden zugleich in ihrer Stellung noch steiler. Ihren Ursprung nehmen diese Fäden aus den kopfförmig verdickten Enden einzelner Fäden des

Basallagers, diese Verdickungen gedeihen aber nur einseitig und führen die Abzweigung eines aufrechter gerichteten Fadens auf der Oberseite des horizontalen herbei (Fig. 17). Die aufsteigenden Fäden nehmen nach oben an Breite zu, verzweigen sich wohl auch kandelaberartig und bilden so den typisch aus vertikalen Reihen unregelmäßiger Größe und Form aufgebauten Rand. Das Sichanschmiegen des fortwachsenden Randes (der Sohle) an das Substrat zeigt sich nirgends deutlicher als in der Überwucherung anderer gleicher Organe, da, wo mehrere zusammenstoßen. Die Grenzschichten heben sich in diesem Falle oft sehr deutlich dadurch ab, daß die Oberfläche des überwallten Stückes schon andere Epiphyten trug, z. B. Ectocarpus- oder Schizophyceenlager. Das Schicksal dieser Schichten selbst soll später behandelt werden (vergl. S. 82); wo sie fehlen, kann die Trennungslinie zwischen den beiden Haftscheiben eine oft kaum merkbare werden. Nur die Form hilft zur Unterscheidung, so die langgestreckte der herüberkriechenden basalen Zone. Nun ist zweifellos, daß die Überwallung auf der unteren Haftscheibe eine Beeinträchtigung des Wachstums der aufrecht stehenden Zellreihen zur Folge hat. Ein Anzeichen dafür ist folgendes: während die Zellreihen, die annähernd vertikal aufsteigen, in ihrer Spitze sonst Zellen zeigen, deren Länge etwa das Doppelte der Breite ausmacht, sind an den fraglichen Stellen die Endzellen häufig sehr niedrig und zugleich verbreitert. Ja sie bekommen Gestalten, als schickten sie sich zu einem Wachstum in seitlicher Richtung, parallel der Oberfläche, an. Es liegt demnach wohl eine Stauchung des Wachstums in vertikaler Richtung vor.

Starke Abweichungen in Lagerung und Richtung der Zellzüge treten unter dem Einfluß von in die Haftscheibe eingedrungenen Tieren oder anderen Algen ein (vergl. S. 83 f.).

Die Gesamtform und Bildungsweise der Haftscheiben ist sonst aber eine ungeheuer konstante. Schon ganz jugendliche Scheiben, die kaum größeren Durchmesser als der Querschnitt des aufsitzenden Stammes haben, zeigen schon dieselbe Struktur. Nur lassen sie von dem Mittelteil (unter der Stammansatzstelle) her vertikale Zellzüge bis gegen den Grund der Haftscheibe hin erkennen. Darunter liegen aber bereits die horizontalen Lagen der oben beschriebenen Art und an den Randpartien ist schon die Differenzierung resp. Abzweigung der aufsteigenden Fäden deutlich. Im ganzen sind außerdem alle Formen noch etwas parenchymatischer, die Zellwände noch weniger verdickt, besonders in den unteren Lagen, daher dort die Lumina breiter.

Ebenso besaßen auch junge Rhodymenien, die auf weichem Substrate, z. B. Ectocarpusrasen aufsaßen (Fig. 18), gleiche Strukturen. Auf dem weichen Rasen besaß die Rhodymeniahaftscheibe etwa Halbkugelform (ohne irgend Verbreiterung im untersten Teil oder auslaufende rhizoidartige Elemente!).

Die Haftscheibe ist offenbar nicht nur Festheftungsorgan, sondern auch Speicherorgan, eine Funktion, die sie zur reichen Prolifikation besonders befähigt. Gespeichert ist natürlich Stärke. Da bezüglich dieses Stoffes für die Florideen völlige Klarheit noch fehlt (vergl. Oltmanns, Bd. II, 147), so seien die Reaktionen angegeben: Mit Jodjodkaliumlösung ergibt sich momentan eine braune bis weinrote Färbung, die in der mittleren Zone des Vertikalschnittes der Scheibe, d. i. der Region der größten rundlicheren Zelllumina am intensivsten ist. Mit derselben Lösung 24 Stunden behandelt (was Oltmanns l. c. empfiehlt), erscheint der größte Teil der Haftscheibe schwarzblau, in der oberen Hälfte und gegen die ansetzenden Stämme hin geht der Ton ins Grünblaue über. Jodlösung (50 % Alkohol) bringt in der basalen Partie sofort starke Schwarzblaufärbung, in der oberen allmählich weinrote Farbe hervor.

Callophyllis.

Die Haftscheibe von *Callophyllis laciniata* ist äußerlich der der *Rhodymenia* sehr ähnlich. Ihre Struktur differiert indes wesentlich, indem die horizontal geordnete Schicht an der Sohle weit weniger hervortritt, und statt dessen einzelne Fäden, eine Art Rhizoiden, auftreten können.

Die Haftscheibe besteht aus ziemlich gleichmäßig rundlichen Zellen, die gelegentlich in etwa radialen Reihen stehen können, aber nicht gerade durch diese Lagerung ins Auge fallen. Die Oberfläche wird hier typisch von einer deutlich radial gestreckte Zellen aufweisenden Schicht gebildet. Diese Zellen, die sich als Epidermis abheben, besitzen starken Chromatophorengehalt.

Die basale Partie löst sich oft fingerartig in Rhizoiden auf und zwar desto mehr, je unebener die Oberfläche des Substrates ist. Infolgedessen begleitet zwar auch hier das Gewebe der Haftscheibe jede Senkung der *Laminaria*-Rinde mit seinem Verlauf, aber nie horizontal darüber hinstreichend wie bei *Rhodymenia*, sondern senkerartig eindringend. Es hängt damit zugleich zusammen, daß die Oberfläche der Haftscheibe nicht wie bei *Rhodymenia* die Unebenheiten des Substrates in der übrigen abbildet, weil das nur die Folge der geschichteten Anordnung der Sohlenzone ist. Auch das Fortwachsen der Scheibe am Rande muß hier anders erfolgen. Und zwar entsenden, falls der fortwachsende Rand nicht dem Substrat aufliegt, die »Epidermiszellen« der oben beschriebenen Art auswachsend Rhizoiden, die als ein Fadenbüschel am Rande heraustreten. (Fig. 21, 22, 24). Etwas höher hinauf teilen sich andre durch radiale Wände und ersetzen die aufgelöste Stelle. Die Rhizoiden aber erhalten später Querwände und die einzelnen Zellen werden rundlicher. Ich habe *Callophyllis*-Haftscheiben auf diese Weise kleinere Stämme (*Delesseria* usw.) förmlich umklammern sehen (Fig. 23—25), ähnliche Bildungen aber auch auf *Ectocarpus*-Lagern gefunden, wo dann ein fast völliges Einsenken der Rhizoiden auf der ganzen Basis erfolgen kann, besonders deutlich aber am Rande geschieht. Wenn sich nun die Pflänzchen auf ebener Fläche oder solcher von schwacher Krümmung, so dem *Laminaria*-Stamm selbst, ansiedeln, findet sich Rhizoidenbildung nur vereinzelt, und es liegen die Bündel aus-

gesproßter Epidermiszellen am Rande der Haftscheibe doch dem Substrat annähernd auf. Dann handelt es sich aber nur um wenige Reihen oder Lagen über einander, ihr Bild tritt bei den Querschnitten kaum hervor, ihre Lumina werden nie so eng und die Querwände häufiger als bei *Rhodymenia.* Außerdem bietet jeder Schnitt einzelne in das Gewebe der *Laminaria* eindringende Rhizoiden oder in Spalten größere Ausdehnung vertikal hineingehende Senker.

Auch hier ist das Organ zugleich Stärkespeicher: mit Jodjodkaliumlösung färbt sich die mittlere Partie (nicht bis zum Rande hin) dunkel rotbraun bis schwarz, bei 24stündigem Liegen in der Lösung allgemein tief schwarzblau. Basalteil des Sprosses und Randpartie der Scheibe auf allen Seiten sind auch dann noch ungefärbt. Mit alkoholischer Jodlösung gibt die gleiche Zone wie bei Jodjodkali dunkelweinrote Farbe.

Wo sich *Callophyllis* auf Membraniporagehäusen ansiedelt, da dringen diese Basalrhizoiden mit Leichtigkeit durch die Löcher ein und halten die Haftscheibe ganz besonders fest am Substrat. Der Möglichkeit solcher Bildungen bei diesem Objekt ist es wohl zu danken, daß diese Pflanze sich häufiger auf Stellen findet, wo andere, z. B. ihre nahe Verwandte, die *Rhodymenia palmata*, nie anzutreffen sind, nämlich auf Haufen anderer und zwar kleinerer Rhizoiden bildender und das Substrat locker überziehender Algen wie *Delesseria*, *Ceramium* usw. So kann ein Gewirr von Rhizoiden verschiedener Arten entstehen.

Delesseria.

Die Haftscheibe der *Delesseria*-Arten ist weniger ausgebreitet als z. B. die von *Rhodymenia* und *Callophyllis*, sie hat mehr die Form einer kegelartig verbreiterten Basis des Stammes. Aber auch ihr Aufbau ist ein anderer. Es überwiegen in allen ihren Teilen die langgestreckten Elemente. Die Breite des Lumens dieser sehr ungleichmäßigen Zellen ist dabei sehr verschieden; meist sind die Lumina in der oberen Hälfte besonders schmal. Der Gesamtverlauf bietet kein einheitliches Bild auf den Querschnitten dar: oben ist er sehr unregelmäßig, unten finden sich zahlreiche senkrecht zur Oberfläche des Substrates gerichtete Zellreihen. Diese vermögen auch vorzüglich zapfenartig in das Substrat einzudringen und jede gebotene Vertiefung auszufüllen (Fig. 20). Abweichungen dieser Verhältnisse bieten einmal die Ränder der Haftscheibe, wo sich flach dem Substrat anliegende hyphenähnliche Zellreihen mit dünnen Wänden finden (Fig. 19), und ferner die Region unter den aufsitzenden Sprossen, wo sich von der Sohle an aufgerichtete Zellreihen erkennen lassen. Die zwischen die Laminariazellen eingeschobenen Elemente haben typischen Rhizoidencharakter (so auch zartere Wände), die Einsenkung erfolgt um so leichter, als die Laminarien oft in vertikalen Spalten zwischen den vertikal verlaufenden Epidermiszellreihen klaffen, diese auch anscheinend ohne Störung mit vernarbten Köpfen dazwischen bestehen bleiben (vgl. S. 63).

Auch hier kommen möglicherweise leicht Verschmelzungen mehrerer Haftscheiben und Prolifikationen neben einander vor (vgl. S. 72). Unter den Ansatzstellen der Stämmchen erstrecken sich dann deutlich längs verlaufende Zellreihen bis gegen die Sohle des Organs senkrecht hindurch.

Mit Jodjodkali behandelt erweist sich die Haftscheibe der *Delesseria* wenigstens zum Teil als Stärke speichernd. Momentan erhält die untere Hälfte dabei blauschwarze Farbe, besonders nach den Rändern hin, die obere Region der schmalen Lumina ist fast stärkefrei. In den Prolifikationen und anderen Sproßbasen ist die allerunterste Partie reich an Stärke. Doch ist als auffallend zu verzeichnen, daß dort mit Jod in Alkohol keine Färbung irgendwelcher Art erfolgt, während im übrigen sonst damit an Stelle des Blauschwarz ein Dunkelweinrot tritt.

In allem wesentlichen schließt sich an diesen Typus des Haftorgans und des biologischen Verhaltens im allgemeinen die in den gleichen Vegetationen auftretende, indessen weniger häufige *Chylocladia clavellosa* an.

Fucus und *Laminaria*.

Die Haftscheibe der jugendlichen *Fucus*-Pflänzchen ist im wesentlichen flach, fast von zwei parallelen Flächen oben und unten begrenzt, nur in der Mitte mit beträchtlicherer Erhebung. Die Struktur ist folgende: Die Sohle von sehr unregelmäßigem Charakter, wo aufsitzend dicht geschlossen aus hyphenartigen, aber verwirrten Fäden. Diese vermögen in alle Spalten, angerissene Zellen usw. einzudringen und füllen mit eng gepreßtem Gewebe diese Räume völlig aus, so auf *Saccorrhiza*, wo die herausragenden Wände der entleerten, angefressenen Zellen eine förmliche Kammerung der Rhizoidenpartie herbeiführten (Fig. 26). Nur gegen den Rand hin, wo die Struktur zugleich lockerer wird, sind horizontal verlaufende Fäden zu erkennen. Wo durch besondere Umstände größere Höhlungen unter der Sohle entstehen, da sind die ihren Rhizoidcharakter desto deutlicher bekundenden Elemente auch locker hineinragend, aber doch weniger langgestreckt zu erkennen. Gegen den oberen Rand der flachen Scheibe hin finden sich senkrecht zur Oberfläche gestellte Fäden, allmählich immer deutlicher in Richtung und gleichmäßiger Gliederung, so daß eine Art Rindengewebe entsteht. Ähnliche, aber weniger deutliche Verhältnisse bietet die Randpartie. In der oberflächlich entstandenen Rindenzone sind übrigens die senkrechten Reihen auffallender (deutlicher und länger) als in der entsprechenden Außenzone des (vertikalen) Sproßteiles, der der Scheibe aufsitzt. Die Zellgröße in der Haftscheibe ist sehr different: die Zellen der Oberfläche sind die kleinsten, der Unterseite (z. B. Hyphenquerschnitte) in der Regel viel größer.

An einer Stelle sah ich die Haftscheibe vom Substrat sich abheben. Sie war an diesem sonst nur oberflächlich durch starke Gallertbildung befestigt. Ein Eindringen auch in vorhandene Spalten habe ich nie beobachet, während gleichzeitig die am Rande der Fucushaftscheibe ansitzenden Polysi-

phonien wie gewöhnlich in das Ascophyllum eindrangen. Die Abhebung der betreffenden Stelle war, wie sich zeigte, ursprünglich ein Bryozoenlager. Reste von Gehäusen waren kenntlich und offenbar von der Fucushaftscheibe überwallt. Sie gingen später zugrunde und dadurch entstand ein Hohlraum, in den einerseits die Ascophyllumepidermisreihen mit langsamerem und ungleichem Wachstum hinein sich verlängerten, andererseits auch die Basalzellreihen der Fucussohle hineinsproßten. Deren Wachstum war indes weniger fadenartig, als vielmehr traubig-knäulig. Die Zellen hatten selten längeren Durchmesser in der Vertikalrichtung, vielmehr Kugel- bis Eigestalt. Sie waren auffallend groß geworden, größer als irgend andere Elemente der Haftscheibe. Der wesentliche Teil des Raumes war übrigens bei dem geringen Längenwachstum der Fucuszellen völlig frei geblieben. Es fehlt demnach den Elementen der Fucushaftorgane die Fähigkeit zu rhizoidartigen Fäden auszuwachsen. Selbst der Umstand ihrer Abhebung vom Substrat und die Bildung des Hohlraumes gaben dazu keinen Anlaß.

Im Anschluß an *Fucus* kann auch *Laminaria* selbst als Epiphyt nicht übergangen werden. Die gruppenweise Zusammenstellung der Laminarienstämme bringt an den Basalteilen oft genug ein Klettern des einen auf dem andern mit sich. Weiter herauf erscheinen nur sehr kleine Exemplare auf den Stämmen.

Zwischen den verschiedenen Arten besteht insofern ein Unterschied, als die Stämme der *L. saccharina* nie zu den Dimensionen der anderen Arten gelangen und deshalb leichter als Epiphyten auf diesen erscheinen. Ebenfalls um der ungleichen Dimensiomen willen sind die Hafter der *L. digitata* und *Clustoni* robuster und kompakter. Wo sie aufeinander treffen, erfolgt zwar wohl Abplattung, auch wird an den Rändern der Berührungsstelle ein Aussprossen der Epidermiszellen des aufliegenden Hafters zu rhizoidartigen Fortsätzen sichtbar, eine anderweitige Veränderung an Auf- oder Unterlage ist aber nicht zu verzeichnen. *L. saccharina* dagegen besitzt lockerer gebaute Hafter, deren Randpartie resp. auch Sohle sich fast in Fäden auflösen kann. Die Folge davon ist die leicht zustande kommende sehr innige Verbindung der dabei stark abgeplatteten Hafter unter einander oder mit Teilen anderer Laminarien. Hier erscheinen deutlich kriechende fadenartige Partien auf der Unterlage und überall, wo dieser Charakter des aufsitzenden Organs die (auch äußerlich merkbare) feste Verbindung andeutet, da finden sich um das dreifache die normalen übertreffende Bildungen einer Schleimcuticula auf den Epidermiszellen des unten liegenden Organs.

Das gleiche Verhalten sichtlich als Folge des innigen Anschmiegens oder einer Druckwirkung beobachtete ich bei einem jungen Exemplar der *L. saccharina*, die einer *Ulva* aufsaß. Auch hier waren die Außenwände der besiedelten Alge an der Stelle der Berührung reichlich doppelt so dick wie

an den freien Stellen oder z. B. auf der abgewendeten Seite des einschichtigen Thallus.

Enteromorpha, Cladophora, Rhizoclonium.

Zwischen *Ectocarpus*-Lagern fand sich in einzelnen Exemplaren eine Enteromorpha angesiedelt, größte Länge 2 cm, flach und bis 0,3 mm breit, unten fadenartig verdünnt und dort gelegentlich mit fadenartigen Prolifikationen versehen. Diese gehören zu den bei Oltmanns (Algen I, 206) erwähnten nicht röhrenförmigen. Nach Größe der Zellen und den angegebenen Charakteren kann es sich nur um *E. compressa* (L.) Grev. handeln.

Die Befestigung ist charakteristisch. Wie für die Gruppe *Compressae* J. G. Ag. (z. B. Engler-Prantl, I, 2, 78) angegeben, sind die Zellen in den älteren Teilen vertikal gestreckt. Diese Partie ist aber erstens viel größer (wenigstens bei diesen Epiphyten!), als man sonst wohl angibt, nämlich bis zu mehr als 1/2 cm und dann sind bemerkenswerterweise in dieser Partie nur noch längsgestreckte Elemente vorhanden. Auch am Rande biegen sie nicht kopfförmig nach außen um (wie z. B. von Thuret, Tafel II, 2 für *Ulva lactuca* abgebildet), sondern liegen in geschlängeltem Verlauf immer in der Längsrichtung. Dabei zeigen sie auf der ganzen stielartigen Strecke starke Membranverdickung, besonders und zuerst in den Randfäden. Im untersten Teil biegen sie wenig auseinander zu einer Art von verbreitertem Fuße, der an die Bilder erinnert, wie sie Kützing Tab. phyc. VI, 40 für *E. aureola* (= *Ilea* Ag.) gibt (bei Hauck S. 434).

Aus diesen Daten läßt sich schon erkennen, daß diese Form zwar mit Leichtigkeit auf Laminarien sich zu halten vermag, daß aber die Art ihres Haftorgans (Weichheit der ganzen Basis, geringe Ausbreitung, starke Gallertbildung der Rhizoiden) ihr diesen Platz gerade nur in *Ectocarpus*-Lagern sichert. Trotzdem kann auch diese an Ausdehnung den *Ectocarpus* weit übertreffende Alge zu den (indirekten) *Laminaria*-Epiphyten gezählt werden.

Etwas ähnliches dürfte wohl auch für *Cladophora flexuosa* gelten, die ich nie isoliert, sondern nur begleitet von Ectocarpen auf den Stielen der *Laminaria* vorfand. Auch hier haben wir gegen die Basis hin zwar Verjüngung des Stammes, zugleich aber starke Wandverdickung. Die schön geschichteten Wände sind ziemlich ungleichmäßig stark, die Zelllumina dementsprechend öfter ungleich breit. Der Durchmesser schwankt für das Lumen zwischen 17 und 26 μ, die Wanddicke zwischen 11 und 17 μ. An das stark verjüngte, fast eingeschnürte Ende des geraden Stammteiles setzen dann einige wenige (2—5) lappenartige Rhizoiden an, die noch stärkere Verdickung, gleichfalls Schichtung und dickkörnigen Inhalt (auch Chromatophoren) aufweisen. Diese Organe sind in den *Ectocarpus*-Massen eingebettet, erreichen auch wohl die *Laminaria*-Oberfläche, eine intensivere Berührung oder Eindringen habe ich nicht gesehen.

Dagegen scheint die nahe Verwandte *Rhizoclonium riparium* sich anders zu verhalten. Die langen, schlaffen Büschel erwiesen sich auf dem Substrate (*Laminaria saccharina*) befestigt durch eine Anzahl kriechender, auch locker übereinander gelagerten Fäden, aus deren chromatophorenreichen Zellen von einer die Breite etwa ums Doppelte übertreffenden Länge senkrecht die Sproßfäden mit wesentlich länger gestreckten Zellen entsprangen.

Von den Sohlenfäden gingen nun Rhizoiden aus gegliederten Zellreihen verschiedener Breite bestehend in Löcher des *Laminaria*-Thallus hinein, gelegentlich bis 5 Zellen der *Laminaria*-Rinde tief. Diese Gebilde ähnelten weitmehr den analogen von *Ectocarpus*, als denen von *Cladophora flexuosa*.

Asperococcus.

Auf *Saccorrhiza* fanden sich eine Anzahl von jungen Exemplaren eines *Asperococcus*; trotz der geringen Ausdehnung (das größte Exemplar war ca. 2,5 cm lang) waren Sori vorhanden und daher die Bestimmung als *A. bullosus* Lam. möglich. Die Haftscheibe, die die Gestalt eines kegelförmigen Fußes hat und aus der mehrere Sprosse entstehen können, besteht völlig aus einem Haufen lockerer gleichförmiger Rhizoiden, an denen die zusammengedrängte, oft klumpige und nicht selten in den Endzellen an der Spitze gelegene Masse der Chromatophoren auffällt. Sie besitzen Querwände und keulig verdickte Spitzen, die Membranen sind überall ungefähr gleichartig. Da der Fuß sich trotz seines lockeren Baues dem Substrate überall anschmiegt, so dringen die Basalhyphen, ohne sich durch Besonderheiten in Orientierung usw. hervorzuheben, auch in vorhandene Spalten usw. ein. Doch geschieht dies nur in solchen mit breiterer Öffnung, schmale Spalten scheinen frei zu bleiben. Übrigens handelte es sich bei der *Saccorrhiza* ja auch um ein besonders festes Gewebe. Abweichungen in der Orientierung habe ich an den Rhizoiden des *Asperococcus* nirgends gesehen. Weder war ein auffallender Teil der Sohle horizontal oder vertikal, noch am unteren Rande seitlich kriechende Hyphen vorhanden. Dort waren vielmehr stets auch reichlich emporragende Elemente zu erkennen. Ebenso erhoben sich vom Rande des Fußes aus viele fadenartige Elemente in fast aufrechter Stellung. Dadurch erhält der Fuß weit weniger als bei anderen gleichgroßen Formen die Gestalt einer Haftscheibe. Er gleicht eher einem wirren Hyphenhaufen. Die Hyphen sind verschiedenartigen Ursprungs. Die mittlere Partie stellt sich als eine Verlängerung der inneren Stammteile dar. Tatsächlich ist der Stamm noch fast bis zur Basis des Fußes zu erkennen. Außerdem aber sprossen in der unteren Partie die Rindenzellen reichlich zu Hyphen aus. Diese sind es insbesondere, die den lockeren Überzug des Fußes bilden.

Ectocarpus, Myrionema, Sphacelaria.

Ectocarpus-Lager sind das häufigste auf den Laminarien. Alle mikroskopischen Beobachtungen lehren aber, daß sich diese Epiphyten gut und reichlich nur auf Stellen finden, die keine intakte Oberfläche, z. B. feste Epidermisreihen besitzen. Vielmehr finden sich unter den Lagern stets reichlich Spalten, vernarbte Zellreihenköpfe und regenerierte Epidermiszellen mit dicken Außenwänden. Öfter liegt auch das ganze Lager an sich ein bis zwei Zellreihen tiefer, am Rande eingesenkt in die *Laminaria*. Die Vernarbungen scheinen es mir klar zu stellen, daß nicht etwa *Ectocarpus* diese Zellen zerstört. Auch sein Eindringen, oft bis 4 *Laminaria*-Zellen tief, ist primär sicher nicht aggressiv, sekundär gehen durch das Wachstum der *Ectocarpus*-Senker vielleicht Teile der *Laminaria* mit zugrunde, denn sie erscheinen öfter an älteren Teilen wesentlich verbreitert und grenzen dann stets an zerstörte Stellen. *Ectocarpus* besitzt aber neben diesen Rhizoiden auch deutliche Sohlenbildung oder wenigstens kriechende Fäden, die sich völlig dem Substrat anschmiegen. Diese überwiegen, je weniger weit die Zerstörung des *Laminaria*-Gewebes gegangen ist (vgl. Fig. 27).

Ebenso häufig können die *Ectocarpus*-Rasen sich auf und in Bryozoenlagern ansiedeln, da ihnen dort ähnliche Bedingungen geboten zu sein scheinen. Sie dringen durch Löcher in ähnlicher Weise dort ein, wie die *Ceramium*-Rhizoiden es taten.

Es scheint übrigens, als ob zartere *Ectocarpus*-Formen auch in das Substrat leichter eindrängen (vgl. Fig. 28).

Die größte Feinheit wird aber dann bei den sehr kleinen Formen der Braunalgen wie *Myrionema* erreicht. *Myrionema orbiculare* J. Ag. auf *Saccorrhiza* war mir das typischste Beispiel für das Hereinkriechen der Sohle dieser Lager von streng vertikalen Fäden (Fig. 29 u. 30).

Fortkriechend ohne wesentliche Rhizoidenbildung vermochte diese niedrige Zellen enthaltende Fläche auch den kleinsten Spalt der angegriffenen und verrotteten Blattoberfläche auszufüllen. Sie bildete dann allenthalben ihre sammetartigen Räschen gleichhoher, vertikaler Zellreihen, die freilich in den engen Räumen sich an den Rändern zeitigere Einschränkung ihres Wachstums gefallen lassen mußten (vgl. Fig. 29).

Im Gegensatz hierzu ließ das wenig größere *Myrionema vulgare* Thur. sackartig eindringende Rhizoiden erkennen, die von der Sohle und ihren Gliedern sich sofort markant durch die Zartheit der Wände unterschieden. Sie konnten Gliederung durch Querwände und ihrem Verlauf entsprechende starke Schlängelung und Verbiegung aufweisen[1]).

Während die Sphacelarien sich in ihrem Verhalten den biologisch verwandten Ectocarpen anzuschließen scheinen, sind trotz ihrer Kleinheit

---

1) Ähnliches hat Sauvageau (in Fig. 6 *E, F, L, M*) für das gleiche Objekt dargestellt.

einige andere Braunalgen durch ihren Bau auch zu anderer Haftorganbildung veranlagt. Die flachen, fast blattförmigen *Punctarien*, die als Epiphyten unter den Ectocarpen wenigstens in Jugendformen (häufig neben *Asperococcus*) vorkommen, haben eine etwa der *Enteromorpha* gleichende Stielbasis. Die verschmälerte Basalpartie endet in ein lockeres Rhizoidbündel, jede Zellreihe verläuft deutlich in ein Rhizoid, diese alle biegen sich schwach büschelförmig nach außen, wobei sie gleichzeitig starke Wandverdickungen erhalten (z. B. *Punctaria tenuissima* Grev. oder junge *P. plantaginea* (Roth) Grev. usw.).

Ebenso hat aber auch in detritusreichen Stellen *Ectocarpus* und seine Verwandtschaft eine bevorzugte Ansiedlungsstelle. Inwieweit das dem oben besprochenen Eindringen auch an den verletzten *Laminaria*-Rinden voraufgeht, ist nicht zu entscheiden. Gewichtiger sind dagegen solche Fälle, wo sich in Detritusablagerungsstellen Ectocarpen finden auf Objekten, in die *Ectocarpus* sonst nicht eindringt und die er anderweitig also auch nicht besiedelt. Das ist z. B. der Fall für *Ascophyllum nodosum*, auf dem *Ectocarpus* in Gesellschaft der darauf dominierenden *Polysiphonia fastigiata* anzutreffen ist. Er siedelt sich dort auf den Sproßwinkeln an, wo auch vor der Besetzung mit *Ascophyllum* sich reichlich Detritusmassen finden. Durch diese hindurch erstreckt sich fast mycelartig sein Rhizoidenfilz und erst oberhalb der weichen Massen sitzen die Gliederfäden mit den Sporangien auf. Beide bilden dort wohl auch zonenartig fast eine kompakte Sohle, wie man an klar abgespülten Objekten gut sehen kann.

6. Die Gemeinschaften und Beziehungen zur Tierwelt.

Bei der großen Zahl von Algen, die im Bereich der Laminarien vorkommen und bei gewissen Standortsbedingungen (vergl. S. 56 f.) geradezu auf die epiphytische Lebensweise angewiesen sind, nimmt es nicht wunder, daß unter ihnen sich auch eine starke Konkurrenz erheben kann. Ungleichheit des Wachstums, Verschiedenheiten in Keimungszeit und Sporenentwicklung bringen überall ein Nebeneinander von Formen hervor, in dem nur zu oft die kleineren Formen unterdrückt werden. Da andererseits aber gerade diesen oft die größere Zahl von Exemplaren zukommt, so gibt es gewisse zarte Vegetationen, die nicht nur gelegentlich, sondern sogar typisch unter den einzeln und später angesiedelten größeren vorkommen. Wenn irgendwo, so wird hier die Schwierigkeit der Formenbestimmung groß, denn diese Algen gelangen nur unvollständig zur Entwicklung, selten oder nie zur Fruktifikation. Und doch leben sie weiter, ja wachsen beträchtlich und treten in charakteristische Verbindungen mit dem später gekommenen Überwohner.

Das beste Objekt waren mir die Rhodymeniahaftscheiben, die auf dem reich bewachsenen *Laminaria*-Material bisweilen fast lückenlos aneinander grenzten und so die zarteren Formen überwuchern mußten.

Daß zunächst die weitverbreiteten *Ectocarpen* vorher den Stamm besiedelt hatten, auf dem die *Rhodymania* erwuchs, ist zu erwarten (Fig. 16 u. 28). Von nicht unbeträchtlichem Umfang, etwa $^1/_7$ der Höhe der Haftscheibe ausmachend, traten auf den Querschnitten der Laminarien die braunen Lager deutlich hervor. Doch besaßen hier die unterdrückten Algen auch aufsteigende Zellfäden, die sich durch die Haftscheibe hindurch gegen ihre Oberfläche wendeten. Auffallend war dabei die Lage der Zellreihen: jeder Faden gebogen und zwar in einer gegen den Rand der *Rhodymenia* hin flacher werdenden Kurve. Zugleich nahm die Höhe der Fäden, deren ich selten einen die *Rhodymenia* völlig durchdringen sah, von der Mitte zum Faden anscheinend ab, möglicherweise indes sind die Schnittrichtungen hier irreführend, indem sie die Fäden durchschneiden. Diese Lagerung entspricht vollkommen den Linien, die die Zellzüge der wachsenden *Rhodymenia*-Haftscheibe einnehmen. Auch diese besitzen in der Mitte mehr aufsteigende Lage und verflachen ihren Verlauf gegen den Rand zu. Die Richtung, in der der Bogen des *Ectocarpus*-Fadens geöffnet erscheint (Konkavität der Mitte der Haftscheibe zugekehrt!) deutet weiter auf eine Beeinflussung des an der Basis stark nach dem Rande gerichteten Wachstums der Scheibe.

Physiologisch bereitet das Auftreten der Algenlager unter der Decke von *Rhodymenia* höchstens hinsichtlich der Beleuchtungsverhältnisse Schwierigkeit. Liegen doch dickwandige, reich mit Inhalt gefüllte und höchstens chromatophorenarme Zelllagen dicht darüber. Die Farbe des *Ectocarpus* ist indessen die natürliche.

Es lagen außerdem aber noch unter dem *Ectocarpus* kleine Lager von rein grünen Algenzellen, stark gallertiger, kugliger Gestalten, über die ich nichts Näheres angeben kann; die größte Dicke ihres Lagers war etwa der des *Ectocarpus*-Rasens gleich und die ganze Algenmenge in die *Laminaria* eingesenkt.

Für das Zustandekommen der Überwachsung gab mir ein Fall ein gutes Bild. Zwischen zwei *Rhodymenia*-Haftscheiben eingeklemmt, unter den hochgebogenen Rändern beider sich stark verbreitend, saß ein Tuff *Ectocarpus* (Fig. 28). Von den bereits überwachsenen Teilen drangen zahlreiche Fäden durch die Rhodymenien, deren gesteigertes Wachstum bald zum Zusammenstoßen resp. Überwallen von einander (vergl. S. 73) führen mußte. Es können somit die in ihnen eingeschlossenen Fäden auch durch Umwachsung eingeschlossen worden sein; doch deuten daneben an dem übrigen Material die jungen und kurzen Sprosse auch die Möglichkeit selbständigen Eindringens von der Sohle her in die *Rhodymenia* an, vermutlich aber kann dies aus mechanischen Gründen erst dann stattfinden, wenn die Zellreihen der *Rhodymenia*, die darüber liegen, zu einem größeren Teil vertikale Stellung haben, wie das in älteren Teilen ja der Fall ist. Mit deren Aufrichtung erfolgt also die Aufrechtstellung von Ectocarpusfäden.

Ebenso ließ sich nun erwarten,. daß die tief eingesenkten Rhodochortonteile auf Laminarien leicht von anderen Algen überwachsen werden. Breiten sie sich doch auf und in der Wirtspflanze auch aus, ohne überall aufrechte Sprosse zu besitzen. So fand ich wieder *Ectocarpus* oder basale Teile einer *Sphacelaria* über solche *Rhodochorton*-Gruppen hinwegkriechend.

Eines Falles einer besonders reichen Durchsetzung sei noch Erwähnung getan, allerdings darf nicht verhehlt werden, daß die Umstände den Fall zu einer Seltenheit stempeln. An dem Objekte, das *Fucus* als Epiphyten von *Ascophyllum* zeigte (S. 58), fanden sich auch zahlreiche Teile der auf dem *Ascophyllum* wie immer reichlichen *Polysiphonia fastigiata*. Diese Alge besiedelt sonst *Fucus* trotz seiner Nachbarschaft mit *Ascophyllum* nie (vergl. Tobler-Wolff S. 116). Bemerkenswerterweise waren auch hier nur die lockeren Teile, d. h. die untere Hälfte der Haftscheibe und die seitlichen Randpartien, durchsetzt von Stämmchen und Rhizoiden. Die Besiedelung ist anscheinend von den Rändern durch die ausläuferartigen Teile der auf dem *Ascophyllum* sitzenden Polysiphonien erfolgt, einige davon entsandten im Innern des *Fucus* Rhizoiden und Äste durch dessen Gewebe. An anderen Stellen drangen keine solchen ein. Was das Weiterwachsen der aufwärts gerichteten Sprosse betrifft, so gelangen nur die in der Randzone, dem lockeren Gewebe, stehenden zu erheblichem Umfang, weiter im Innern enden sie gelegentlich in verdickten Enden, an denen die Zellen stark gequollene Membranen haben. Die Ähnlichkeit mit vernarbten *Polysiphonia*-Sprossen, wie ich sie früher (III) beschrieb, ist sehr groß.

Diese Beispiele mögen genügen, um diese intimeren Pflanzengemeinschaften zu erläutern; daß noch kleinere Formen (Schizophyceen z. B.) noch häufiger in die beschriebene Lage kommen, bedarf nicht der Erwähnung.

Daneben stehen nun eigenartige Verhältnisse, wie sie durch die Gemeinschaft mit Tieren geschaffen werden.

Von den Durchwachsungen der Membraniporalöcher durch Rhizoiden war oben (S. 67 u. 80) die Rede. Gelegentlich erscheinen auch Stämmchen von *Ectocarpus*, deren Sohlen von den Gehäusen überwachsen wurden, durch Poren oder verletzte Stellen hindurchwachsend. Es werden aber auch die größeren Haftorgane, wie wiederum die Rhodymenien, häufig von Tieren angegriffen oder sonst besetzt und dementsprechend besonderen Wachstumsverhältnissen unterworfen.

Daß die Membraniporen die Rhodymenien überwachsen, ist nicht häufig. Doch sah ich charakteristische Fälle, in denen die Haftscheibe nicht nur völlig überdeckt war, sondern auch ihre Formen erst unter den Gehäusen angenommen hatte (Fig. 15). Diese waren völlig ausgefüllt von dem *Rhodymenia*-Thallus, der buckelartig in die Höhlungen hereingewachsen war. Auch zeigten sich zugleich die Zellzüge nicht in der sonst

herrschenden Anordnung, sondern es erschienen innerhalb der halbkugligen Höhlungen strahlig gegen deren Wand senkrecht verlaufende Reihen, ein offenbares Anzeichen für das hier nach dem vorhandenen Raume erfolgende Wachstum. Am gleichen Objekte war der Stamm bis zur Höhe von über 2 mm herauf mit überwachsen, ein deutliches Anzeichen dafür, daß nicht etwa die *Rhodymenia* sich unter die Membraniporen geschoben hatte. Wohl mögen aber die Bewohner der Gehäuse von dem wachsenden Algenthallus verdrängt worden sein.

Daß dem tierischen Fraß gegenüber vielfach die *Rhodymenia*-Haftscheiben wiederstehen, kann man oft genug daran erkennen, daß die Haftscheiben an *Laminaria*-Stammquerschnitten inselartig auf einem Stück Rinde stehen, während auf dem ganzen Umkreis des gleichen Schnittes die Rinde abgefressen ist.

Es gibt aber auch wieder Organismen, die vorzugsweise diese Haftscheiben sich als Wohnstätten ausersehen und dabei starke Verletzungen herbeiführen. Es sind das vermutlich Würmer, die Gänge in den der *Laminaria* aufsitzenden Thallusteilen bewohnen (vgl. Fig. 16).

Die Wände dieser Gänge waren locker und uneben, reich an Zerreißungen, nirgend war ein Hervorsprossen von Zellreihen in den Hohlraum zu sehen. Als tierische Reste erschienen Chitinbrocken (Mundwerkzeuge) und orangegelbe Fettmassen[1]). Sehr tief liegende Gänge konnten auch zum Teil die *Laminaria*-Rinde mit berühren oder mit angefressen zeigen. Einzelne lagen indessen auch so hoch in der Haftscheibe, daß ein Überwallen und Engerwerden der Löcher durch das Wachstum der Haftscheibe nicht ausgeschlossen schien; so könnte es sich erklären, daß sich nur Tierreste in den Teilen zu finden schienen. Auffallend war nun an allen den innen durchbohrten Haftscheiben das außerordentlich reiche Auftreten von Prolifikationen. Durch sie fielen die Haftscheiben vor anderen sofort auf, die ganze *Rhodymenia* erhielt büschelförmigen Habitus. Diese häufig auch krüppelhaft erscheinenden Sprosse sitzen im Gegensatz zu den auf den Blattflächen vorkommenden Prolifikationen der Haftscheibe eingesenkt; d. h. ihre längsverlaufenden Elemente setzen in der unteren Hälfte an und durchziehen fast von der fädigen Sohle an das kompaktere übrige Gewebe als ein geschlossener Strang.

Es sind hier offenbar unter dem Wundreiz, der von innen her ausgeübt ward, wie auch sonst an äußeren Verletzungsstellen Wucherungen aufgetreten. In diesem Falle ist ein Zusammenhang zwischen Ort der Verwundung und Ort der Neubildung wohl anzunehmen, da beide nicht den sonst häufigen Platz einnehmen.

---

1) In einigen der untersuchten Fälle handelt es sich mit großer Wahrscheinlichkeit um eine Polychaetenlarve. Die geringe Zahl der nie vollständig erhalten gefundenen Tiere machte nähere Untersuchung bisher unmöglich. Ich bin für diese Mitteilung Herrn Dr. Thienemann, Münster, zu großem Dank verpflichtet.

7. Physiologisches.

Es muß im Anschluß an das Vorhergegangene noch darauf hingewiesen werden, daß wir möglicherweise bei mehr Formen als allgemein bekannt unter den Epiphyten es mit Parasiten zu tun haben. Oltmanns hat auch auf dies Problem (Bd. II, 334) schon hingewiesen, ebenso Cohn. Daß es sich bei den beobachteten Erscheinungen um Vollparasiten handele, ist bei dem allgemein vorhandenen Chromatophorengehalt ausgeschlossen. Um so zahlreicher sind die Andeutungen für eine halbparasitische oder halbsaprophytische Lebensweise. Das letztere ist für die auf zerfressener und sich zersetzender Laminariarinde mit Vorliebe angesiedelten Ectocarpeen, wie für die ihre Lager sekundär in der Besiedelung bevorzugenden anderen Formen anzunehmen. Seit wir aber die Möglichkeit der organischen Ernährung einer Anzahl chromatophorentragender Algen überhaupt kennen, werden wir das vorzugsweise in verschmutztem Wasser zu beobachtende Erscheinen einer Reihe von Algen (besonders einige Polysiphonien und Sphacelarien sind dafür bekannt) im gleichen Sinne zu deuten haben. Dabei läßt sich nun eine *Polysiphonia* (*urceolata*) als Epiphyt immer in stark verunreinigten Rindenpartien, eingebettet in Haufen organischer Reste, beobachten. Wenn man ihre Keimlinge mitten in Massen von Detritus gelagert findet, so wird diese Vermutung nicht umgangen werden können.

Ebenso muß allgemein dazu gestellt werden, daß es Anzeichen genug gibt, die für Schädigung des Wirtes durch den Epiphyten sprechen. Von den Tatsachen des Eindringens selbst will ich dabei trotz der Häufigkeit weniger Wesens machen, als von dem Auftreten zerstörter Zellen (kenntlich an der Verfärbung des Inhaltes zu glasigem Schwarzbraun als erster und Entleerung als zweiter Stufe) im Gewebe der *Laminaria*. Solche Zellen sind allgemein die Begleiter charakteristischer, tief eindringender und nie oberflächlich angetroffener Pflanzen wie *Rhodochorton-*, *Polysiphonia*-Arten und vielleicht auch Sphacelarien, während sie neben den zarteren Rhizoiden der oft auch nur oberflächlich getroffenen Ectocarpen (wenigstens in der behandelten Flora) vermißt wurden. Für die oft weite Strecken kaum von einander getrennt die *Laminaria*-Rinde bekleidenden *Rhodochorton*-Räschen ist es geradezu typisch, daß ihre bald in breiteren Gruben (Fraßstellen), bald in zapfenartigen Bündeln gelagerten Gruppen auf den Querschnittsbildern der Laminarienstämme von einem förmlichen Streifen ins Auge springender solcher Zellen begleitet werden, zwischen denen dann bei näherem Zusehen die Rhizoiden erscheinen. Sonst sind die angefressenen Rinden, die andersartige Vegetation tragen, zwar auch von einer Zone Gewebsreste außen, nicht aber von ohne sichtbare Verletzung abgestorbenen Zellen umsäumt.

Nicht dagegen habe ich für *Myrionema vulgare* Deformationen des

Wirtsthallus zu konstatieren vermocht, wie sie SAUVAGEAU[1]) (S. 188) beobachtete sowohl auf *Ulva* als auf *Enteromorpha*, beides freilich viel zartere Formen. Er selbst gibt an, daß auf *Rhodymenia* keine solchen Folgen der gleichen Besiedelung zu verzeichnen gewesen seien.

Sehr wohl läßt sich neben diesen Fällen parasitären Verhaltens noch ein andersartiger schädigender Einfluß denken, derart, daß die dicht gewordene Decke von Epiphyten die Atmung der darunterliegenden Teile beeinträchtigt und so zur Schwächung der Gewebe, vielleicht zum Absterben einzelner führt. Dichte Decken sind wenigstens auf unverletzten, Epidermis tragenden Stämmen der *Laminaria* selten, wohl aber auf den Blättern zu bemerken.

Schwierig zu deuten werden die Verhältnisse da, wo wir mehrfache Schädigung der besiedelten Pflanzen annehmen müssen und nicht deuten können, welche die primäre war. Es kann in den Schären der von mir durchsuchten Gebiete Standorte der *Laminaria* geben, wo viele Exemplare, alle eines Standortes, zugleich größten, auffallenden Epiphytenreichtum und dabei starke Reduktion der Blätter durch Zerreißen, Fraß und in Verfärbung sichtbares Absterben zeigen. Ist hier reiche Epiphytenvegetation (ich denke z. B. an einen auffallend ruhigen Standort bei der Insel Garten vor Trondhjemsfjord) die Ursache für starke Ansiedlung kleiner Tiere und das reiche Auftreten größerer, den ersten feindlicher gewesen? Oder sind durch Fraß reduzierte Exemplare den Epiphyten leichter zugänglich gewesen? Oder endlich hat ein Absterben aus Anlaß reichlicher Besiedlung oder anderen Gründen wieder erst die Tierwelt herbeigezogen? Mehr als anderwärts stehen wir hier vor einem Bild reichen Zusammenlebens der Organismen, in dem uns aber manche der anziehenden Einzelheiten noch unklar bleiben.

Zusammenfassungen

aus Abschnitt 1. Meist bilden kleinere Formen (einjährige) die Epiphytenflora, von großen kommen jugendliche und sterile vor, die die Unmöglichkeit weiterer Entwicklung andeuten. Größere finden sich eher auf den (weniger beweglichen und perennierenden) basalen Teilen. Kleinere und kleinste kommen zum Teil übereinander vor und weisen so auf die Ungleichartigkeit ihrer Keimungsperioden, ihrer Entwicklung und ihres Wachstumstempos hin.

2. Nur das reiche Auftreten von Epiphyten bedingt die Formenzahl mancher Standorte. Ihr Vorkommen kann die üblichen Grenzen der Zonen verwischen, die Standortsverhältnisse können an einer

1) »Sur l'Ulva lactuca et plus souvent encore sur l'Enteromorpha elles peuvent occasionner une déformation du thalle hospitalier bien qu'elles soient complètement épiphytes, deformation qui n'a pas lieu, ou qui est beaucoup moins sensible sur le thalle plus épais et plus ferme de Rhodymenia.«

Laminaria sehr von einander abweichen. Ebenso bieten verschiedene Laminariaceen um ihres eigenen Standortes willen verschiedene Epifloren. Endlich bedeuten je nach Lage gleichfalls die wechselnden tierischen Umwohner gewisse Möglichkeiten bei Besiedlung oder Hindernisse für das Aufkommen.

3. Hierfür kommt neben Größe und Art der Entwicklung bei den einzelnen Formen vor allem die Befestigungsweise (Ausbildung der Haftorgane) in Betracht.
4. Zugleich wird die Verwundung und Verschleimung (durch Fraß z. B.) der *Laminaria*-Rinden der Anlaß zu Spaltenbildungen, die der Besiedlung förderlich sind.
5. *Rhodochorton* zeigt verzweigte Sohle und zugleich keilförmig eindringende Senker, in deren Nähe ein auffallender Kranz toter, aber vollständiger *Laminaria*-Zellen sichtbar wird (64 ff.). *Chantransia* besitzt eine Sohle mit großer Anschmiegungsfähigkeit, mit der sie z. B. auch feste tierische Substrate bedeckt (65).

Ceramium verdankt der allseitig möglichen Rhizoidbildung seine weite Verbreitung als Epiphyt aller Teile und verschiedenster Pflanzen. Diese Rhizoiden, die lokal unter Verwundungs-, Berührungs- und anderen Reizen entstehen, tragen ältere Stämmchen wie Stelzen, besorgen dabei durch ihr Eindringen in Löcher (Bryozoen) und endständige Hafterbildung auf glatter Fläche eine intensive Befestigung unter gleichzeitiger Bewegungsfähigkeit der Pflanze (67 ff.). *Ptilota* zeigt trotz naher Verwandtschaft keine so weit gehende Rhizoidentwicklung, wohl aber Stolonen rhizoiden Ursprungs, die am Ende und in Verzweigungen Sproßcharakter haben (70 f.). *Polysiphonia* ist Epiphyt verschmutzter und tierischer Stellen. Die zerstückelten, umgeworfenen und sonst verletzten Stämmchen ergeben die vorherrschende Vegetation kriechender, regenerierender Teile (71 ff.).

Rhodymenia zeigt große, flache Haftscheiben, die sie zur Besiedlung größerer Flächen bestimmen. Die mit gesetzmäßigem Wachstum ausgestatteten Organe können einander überwallen, dadurch stören usw. Die basale Zone zeigt zwar lockere, längsgestreckte, aber nur als Fläche im ganzen kriechende Teile, die die Unebenheiten des Substrates ausfüllen (73 ff.). Dagegen geht bei der verwandten *Callophyllis* die Auflösungsfähigkeit der Basis viel weiter, rhizoidartige Teile können in Spalten und Löcher eindringen (74 ff.). *Delesseria* und *Chylocladia* endlich haben in ihren scheibenartigen Haftorganen nur ein wirres Rhizoidenknäuel, dessen Elementen lockeres Wachstum, Eindringen usw. leicht zu fallen scheint (75 ff.).

Die hochgebauten Hafter von *Fucus* und *Laminaria* selbst können ihre Basalelemente nur wenig auflösen. Selbst bei Hohlraumbildung sind die Fucuszellen nicht mehr zu rhizoidartiger Aus-

sprossung befähigt. *Laminaria saccharina* geht darin weiter (77 ff.). *Ectocarpus* und *Sphacelaria* ähneln in vielem *Rhodochorton*, mit Charakteren von *Ceramium*. Für die *Myrionema*-Arten sind verschiedene Möglichkeiten je nach ihren Größenverhältnissen gegeben (80 ff.). *Enteromorpha* und *Cladophora* sind eigentlich nur sekundäre Epiphyten, d. h. im weichen Schmutz usw. leicht verankert. *Rhizoclonium* dagegen ist trotz gleichen Standortes auch kriechend (79 ff.).

6. Die Lagerungen übereinander bieten Durchwachsungen, Überwallungen und Hemmungen sowohl zwischen Algen gleicher und verschiedener Art, als auch zwischen Algen und Tierkolonien. Fraß und Verwundung kann gelegentlich Vernarbung und Prolifikation herbeiführen. Als Folge von Druckwirkungen sind Verdickung und Verschleimung der berührten Wände zu beobachten (dazu S. 68, 73, 77).
7. Einige Epiphyten dürften als Halbparasiten und Saprophyten anzusprechen sein.

Anhang.

Auf *Laminaria digitata* (L.) Lamour. (am Leuchtfeuer der Inselgruppe Tarven) an einer Reihe von Exemplaren in annähernd identischer Vollzähligkeit sind gefunden die folgenden dort nur als Epiphyten vorkommenden Pflanzen:

Bangia ceramicola (Lyngb.) Chauv.
Chantransia Daviesii (Dillw.) Ag.
Rhodochorton Rhotii (Thur.) Näg.
Ceramium strictum Grev. et Harv.
C. rubrum (Huds.) Ag.
Rhodymenia palmata (L.) Grev.
Callophyllis laciniata (Lyngb.) Kütz.
Plocamium coccineum (Huds.) Lyngb.
Hydrolapathum sanguineum (L.) Stackh.
Delesseria alata (Huds.) Lamour.
Polysiphonia urceolata (Lightf.) Grev.
Melobesia Laminariae Cr.
Myrionema strangulans Grev.
M. orbiculare J. Ag.
Asperococcus bullosus Lamour.
A. echinatus (Mert.) Grev.
Punctaria tenuissima Grev.
Sphacelaria cirrhosa (Roth) Ag.
Ectocarpus confervoides (Roth) Le Jol.
E. siliculosus (Dillw.) Lyngb.
Enteromorpha compressa (L.) Grev.
Chaetomorpha Melagonium (Web. et Mohr) Kütz.
Calothrix confervicola (Dillw.) Ag.

An der Nordspitze der Valsö (Valdersund) fand ich neben einander *Laminaria Clustoni* Edm. und *L. saccharina* (L.) Lamour., beide mit Epiphyten. Es ist nicht uninteressant, diese Epiphytenreihen zu vergleichen:

(C = Clustoni, S = saccharina.)

Chantransia Daviesii (Dillw.) Ag. S.
Rhodochorton sparsum (Carm.) Kjellm. C.
Ceramium diaphanum (Lightf.) Roth. C. S.
Chylocladia clavellosa (Turn.) Grev. S.
Euthora cristata (L.) Ag. C.
Polysiphonia urceolata (Lightf.) Grev. C.
Ptilota plumosa (L.) Ag. C.
Sphacelaria cirrhosa (Roth) Ag. C. S.
Ectocarpus spec. (fast unverzweigt, 15—20 μ dick) C. S.
Asperococcus echinatus (Mert.) Grev. S.
Dermocarpa Schousboei Born. C.
Rhizoclonium riparium (Roth) Harv. S.

Boye zählt für die norwegische Westküste 22 spezielle Laminariaepiphyten auf, im ganzen verzeichnet er 59 epiphytische Algen. In der Hauckschen Flora finden sich etwa 100 nur als epiphytisch bezeichnete Formen, 19 nennt er nur auf eine Art beschränkt im Vorkommen, 13 bezeichnet er als eindringend und spricht bei ihnen von »parasitieren«, »Wirtspflanze« usw. Cohn, der zuerst diese Frage berührt, erwähnt aus der Flora des Le Jolis (Cherbourg) 14 konstante »Parasiten«.

Literaturverzeichnis.

Berthold, G., Über die Verteilung der Algen im Golf von Neapel nebst einem Verzeichnis der bisher daselbst beobachteten Arten. (Mitt. d. zool. Station zu Neapel 1882. III.)

Boye, P., Bidrag til kundskaben om Algevegetationen ved Norges vestkyst. (Bergens Museums Aarbog 1894—95. Nr. XVI.)

Cohn, F., Über parasitische Algen. (Beiträge z. Biol. d. Pfl. 1875. I.)

Engler, A., und K. Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien I. 2. Abt. (Leipzig 1897.)

Hauck, F., Die Meeresalgen Deutschlands und Österreichs. (Rabenhorsts Kryptog. Flora. 2. Aufl. II. Leipzig 1885.)

Oltmanns, F., Morphologie und Biologie der Algen. 2 Bde. (Jena 1904/5.)

Sauvageau, C., Sur quelques Myrionémacées. (Ann. des sc. natur. 8. Reihe, 5. Bd., Bot. 1897.)

Thuret, G., et E. Bornet, Études phycologiques. (Paris 1878.)

Tobler, F., I. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und Biologie einiger Meeresalgen. (Beihefte zum Bot. Centralbl. 1903. XIV.)

II. Weitere Beiträge zur Kenntnis der Florideenkeimlinge. (Beihefte z. Botan. Centralbl. 1908. XXI. Abt. 1.)

III. Über Regeneration und Polarität, sowie verwandte Wachstumserscheinungen bei *Polysiphonia* usw. (Jahrb. f. wiss. Bot. 1906. XLII.)

Tobler, F., IV. Zur Biologie der Epiphyten im Meere. (Ber. d. Deutsch. bot. Ges. 1906. XXIV.)

V. Bemerkungen über *Saccorrhiza bulbosa*. (Det Kgl. Norske Videnskabs Selskabs Skr. 1908. Nr. 6.)

Tobler-Wolff, G., Zur Biologie von *Polysiphonia fastigiata*. (Beihefte z. Bot. Centralbl. 1908. XXIV. 2. Abt.)

Figurenerklärung.

Fig. 1. *Laminaria*-Rinde, vernarbt, Spaltenbildung, 190 × (S. 63).

» 2. *Rhodochorton*-Lager auf *Laminaria*, eindringend mit Senker, Schleimbildung um diesen, 200 × (S. 64).

» 3. *Rhodochorton*-Sohle im Tangentialschnitt der Laminariarinde. Die Zellen mit × sind dunkelbraun-glasig, die mit + leer und farblos, 200 × (S. 64).

» 4. *Chantransia* auf *Laminaria* durch *Membranipora* wachsend, 250 × (S. 66).

» 5. *Chantransia* an *Alcyonidium* festsitzend (auf *Laminaria*), 275 × (S. 66).

» 6. *Chantransia* auf *Alcyonidium*, 370 × (S. 65 f.).

» 7. *Ceramium*-Rhizoiden durch *Membranipora* wachsend (auf *Laminaria*), 60 × (S. 67).

» 8. *Ceramium*-Rhizoiden parallel eingeengt, daher fußartig verwachsen, 180 × (S. 66).

» 9. *Ceramium*-Keimling auf Bryozoen, 370 × (S. 66).

» 10 u. 11. *Ceramium*-Rhizoiden durch ein Blatt durchgewachsen, frei endend, vernarbt, 450 × (S. 70).

» 12. *Ptilota*-Ausläufer mit rhizoidem Ursprung und jungen Pflänzchen als Verzweigung, 180 × (S. 71).

» 13. Dasselbe, Spitze des Ausläufers, 180 × (S. 70).

» 14. Dasselbe, nahe der Spitze, 180 × (S. 71).

» 15. *Rhodymenia*-Haftscheibe unter Bryozoenlager eingeengt, Stamm teilweise bekleidet mit Bryozoen, Wachstumsrichtungen in den Höhlungen des Gehäuses strahlig, 20 × (S. 72 u. 83).

» 16. *Rhodymenia* und *Ectocarpus* auf *Laminaria*, unten links ein tierischer Gang, 20 × (S. 72, 82 u. 84).

» 17. Sohle der *Rhodymenia*-Haftscheibe, 490 × (S. 73).

» 18. *Rhodymenia*-Haftscheibe über *Ectocarpus* auf *Laminaria*, 30 × (S. 75).

» 19. *Delesseria*, Sohlenrand, 190 × (S. 75).

» 20. *Delesseria*, Sohle in Laminariarinde eindringend, 180 × (S. 74).

» 21. *Callophyllis*-Haftscheibe ein *Ceramium* umschließend, ihr Rand unten links bei × auswachsend, quer durch die Ceramiumrhizoiden hindurch, 30 × (S. 74).

» 22. Der fransenartig ausgewachsene Rand von × in der vorigen Figur, 180 × (S. 74).

» 23. *Callophyllis*-Haftscheibe über *Delesseria* auf *Laminaria*, 30 × (S. 74).

» 24. Die mit × bezeichnete Stelle der vorigen Figur, auswachsende Randzellen. 180 × (S. 74).

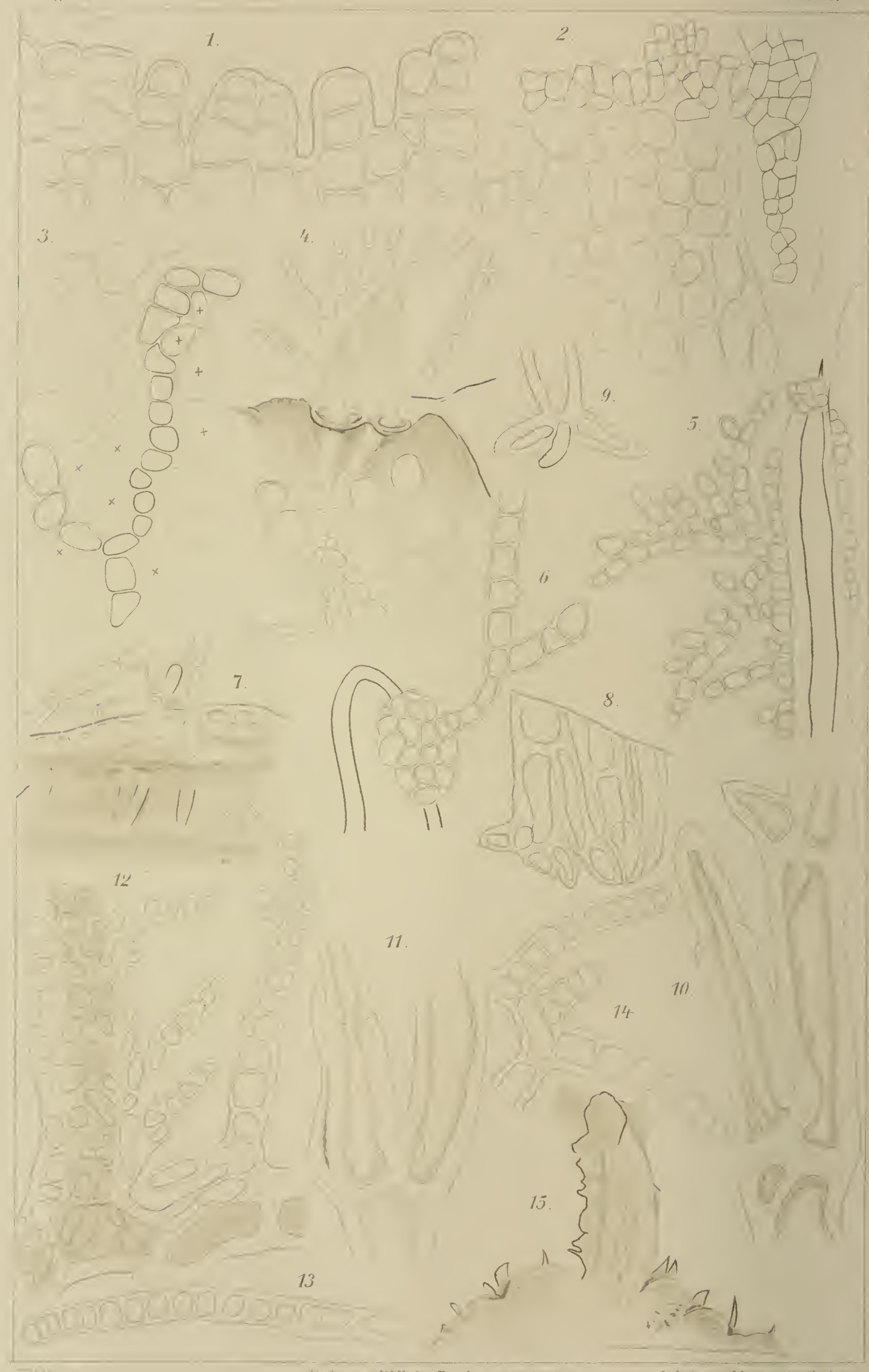
» 25. Die mit ×× bezeichnete Stelle von Fig. 23, an dem überwallten *Delesseria*-Stamm liegen die hyphenartigen (basalen) Stränge der *Callophyllis*-Haftscheibe quergetroffen. In der Spalte darunter wachsen andere abwärts an dem *Delesseria*-Stamm. Starke Wandverdickung, 500 × (S. 74).

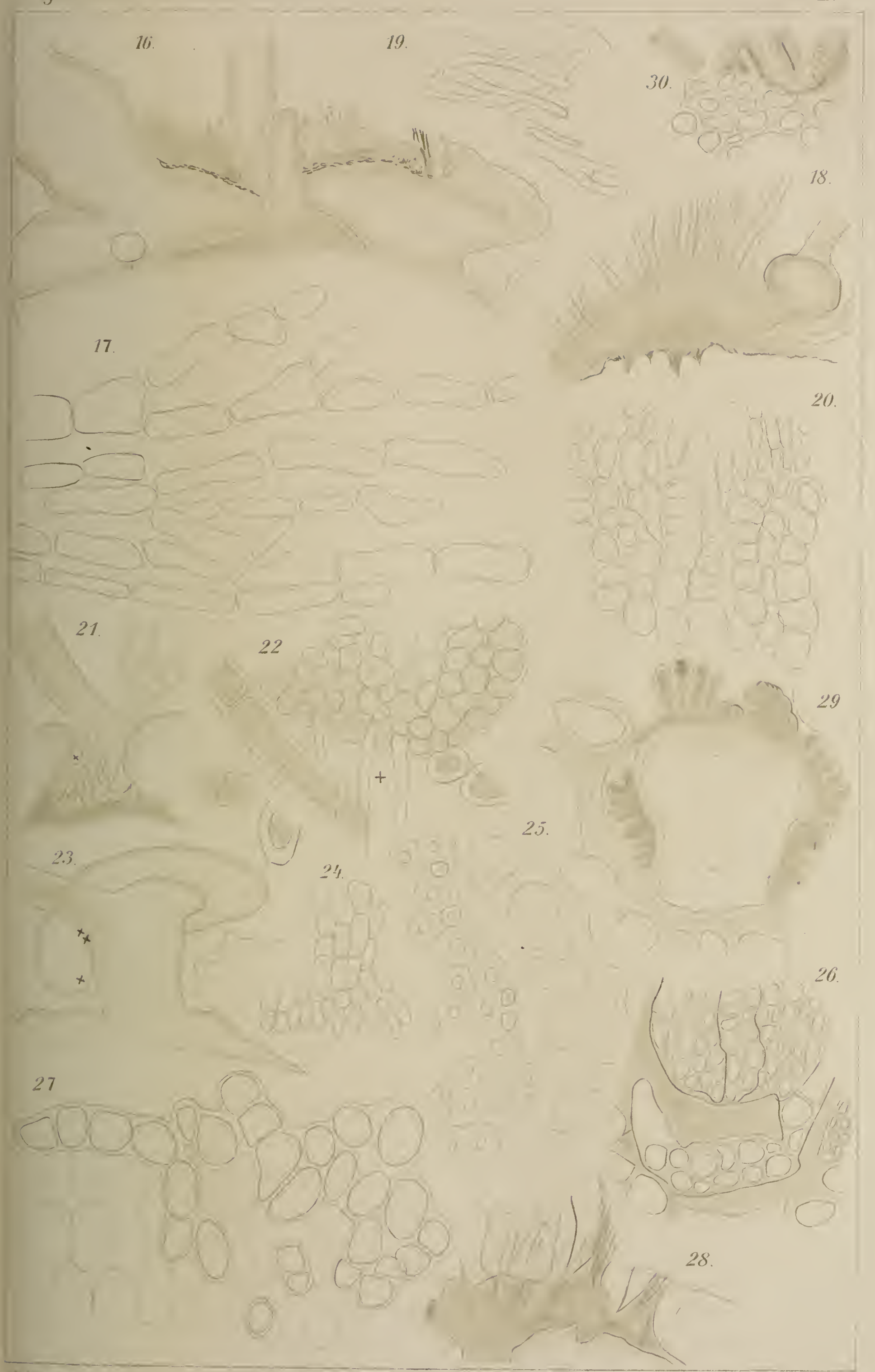
» 26. *Fucus* in *Saccorrhiza*-Zellen, hereinwachsend, keine Rhizoidformen!, 180 × (S. 76).

» 27. *Ectocarpus* in *Laminaria* eindringend, 490 × (S. 80).

» 28. *Ectocarpus* unter und durch *Rhodymenia* auf *Laminaria*, 33 × (S. 80 u. 82).

» 29 u. 30. *Myrionema orbiculare* auf und in Saccorrhizarinde, mit Sohle kriechend! 490 u. 30 × (S. 80).


1.
2.
3.
4.
5.
6
7.
8.
9.
10.
11.
12
13
14
15.



Wilhelm Engelmann